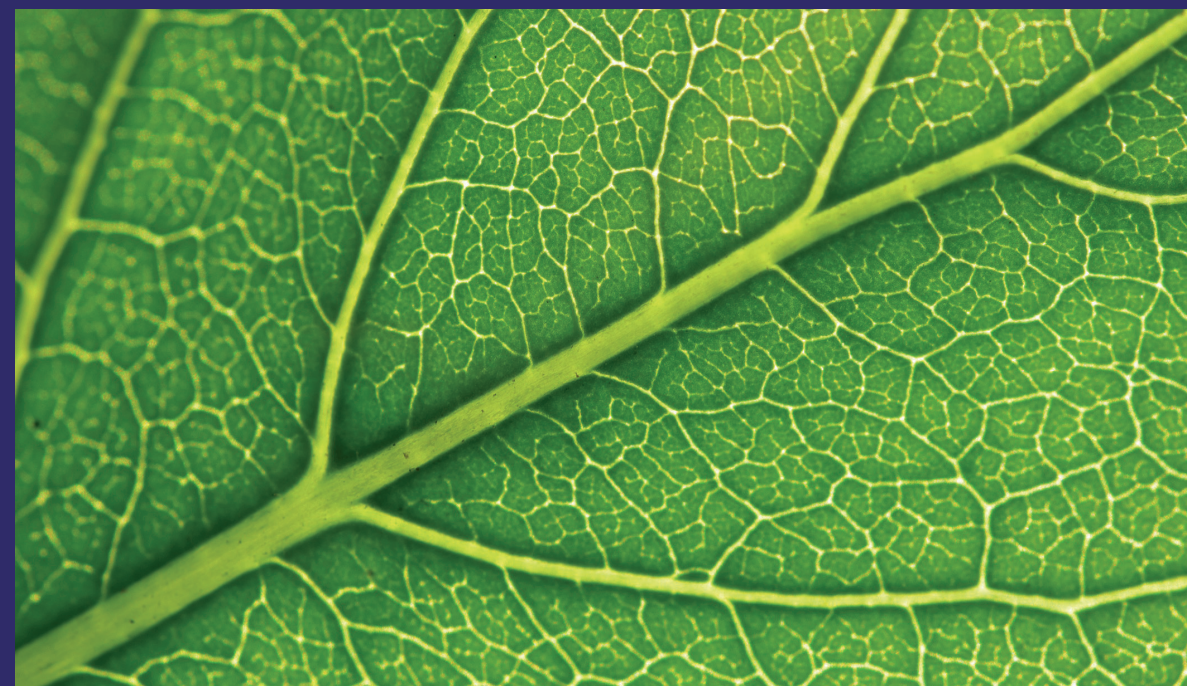


Учебное пособие содержит информацию о таксономической иерархии царства "Растения", его делении на подцарства, отделы и классы, а также об основных таксонах более низкого ранга - порядках, семействах, видах, имеющих наиболее ярко выраженные морфологические признаки, характеризующие тот или иной таксон. Приводится также характеристика уровней организации растений. Все описываемые виды иллюстрированы рисунками, а филогенетические связи таксонов высших рангов представлены схемами, в большинстве случаев оригинальными. В данной части пособия даётся информация об основных проблемах систематики растений, приводятся сведения о низших растениях, а также о части таксонов высших растений - Мохообразных, Риниеобразных, Антоцеротообразных и одном из крупных филумов высших растений - Плаунообразных. Для студентов, магистрантов, аспирантов биологических специальностей университетов.

Ботаника. Систематика растений. Том I

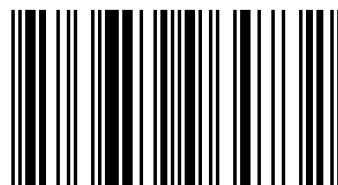


Александр Иванов

Ботаника. Систематика растений. Том I



Александр Львович ИВАНОВ. Доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники, зоологии и общей биологии Северо-Кавказского федерального университета, заслуженный профессор СКФУ, Почётный работник высшего профессионального образования РФ. Область научных интересов - систематика и филогения растений, флористика, фитосоциология.



978-3-659-96473-2

Иванов

 **LAMBERT**
Academic Publishing

Александр Иванов

Ботаника. Систематика растений. Том I

Александр Иванов

**Ботаника. Систематика растений.
Том I**

LAP LAMBERT Academic Publishing RU

Impressum / Выходные данные

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Coverbild / Изображение на обложке предоставлено: www.ingimage.com

Verlag / Издатель:

LAP LAMBERT Academic Publishing

ist ein Imprint der / является торговой маркой

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Bahnhofstraße 28, 66111 Saarbrücken, Deutschland / Германия

Email / электронная почта: info@omniscryptum.com

Herstellung: siehe letzte Seite /

Напечатано: см. последнюю страницу

ISBN: 978-3-659-96473-2

Copyright © Александр Иванов

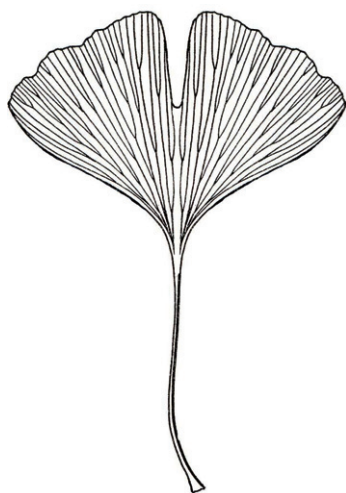
Copyright © 2016 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Все права защищены. Saarbrücken 2016

А.Л. ИВАНОВ

БОТАНИКА

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ



Рецензенты:

член-корреспондент РАН, д-р биол. наук, проф. Камелин Р.В.
д-р биол. наук, проф. Шхагапсоев С.Х.
д-р биол. наук, проф. Пилипенко В.Н.

Иванов А.Л.

Ботаника. Систематика растений в двух томах. Том 1: Учебное пособие. -
- 376 с: 437 ил.
ISBN

Учебное пособие содержит информацию о таксономической иерархии царства “Растения”, его делении на подцарства, отделы и классы, а также об основных таксонах более низкого ранга - порядках, семействах, видах, имеющих наиболее ярко выраженные морфологические признаки, характеризующие тот или иной таксон. Приводится также характеристика уровней организации растений. Все описываемые виды иллюстрированы рисунками, а филогенетические связи таксонов высших рангов представлены схемами, в большинстве случаев оригинальными.

В данной части пособия даётся информация об основных проблемах систематики растений, приводятся сведения о низших растениях, а также о части таксонов высших растений - Мохообразных, Риниеобразных, Антоцеротообразных и одном из крупных филумов высших растений - Плаунообразных.

Для студентов, магистрантов, аспирантов биологических специальностей университетов.

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Проблема создания современного учебного пособия по ботанике, включающего информацию обо всём растительном мире, остаётся открытой. Имеющаяся учебная литература в большинстве случаев состоит из двух частей: одна часть содержит информацию о высших растениях, другая - о низших, включая грибы и бактерии. Недостатком такого разделения является то обстоятельство, что проблема эволюции и филогении этих двух групп растений решается отдельно, а в изданиях, содержащих информацию обо всём растительном мире, она вообще не ставится.

Задачей современной вузовской систематики растений является развитие представлений о главнейших направлениях и этапах эволюции этого крупнейшего филума органического мира, об его основных филогенетических ветвях на уровне крупных таксонов - отделов, классов, порядков, для характеристики которых приводится более подробная информация об основных и наиболее ярко морфологически выраженных видах, входящих в состав того или иного рода и семейства, создающая представление о таксоне более высокого ранга.

Приводимый в предлагаемом учебном пособии фактический материал заимствован, в основном, из литературных источников, но его расположение и интерпретация являются оригинальными, отражающими позиции автора, его взгляды на современные проблемы систематики растений, которые формировались под влиянием идей и взглядов Н.И. Кузнецова, Б.М. Козо-Полянского, А.И. Галушко, Р.В. Камелина.

Важной особенностью пособия является то, что в нём отражена позиция автора относительно некоторых теоретических проблем систематики, являющихся дискуссионными и не общепринятыми, которая основана на логике эволюционных событий, а также несостоятельности окончательного решения проблемы построения системы растений при помощи цитологических, биохимических, геномных, функционально-микроструктурных и других признаков. Это попытка разрешить те противоречия, которые существуют в современной систематике, в большинстве своём связанные с отношением к проблеме поли- или монофилии крупных таксонов, их филогенетическим связям, искусственностью некоторых таксонов рангов отдела и класса и др. Результатом этой попытки явилось создание оригинальных схем филогенетических связей высших растений, покрытосеменных растений, создании общей системы растений и др.

Настоящее учебное пособие рассчитано на подготовку биологов широкого профиля, бакалавров, магистрантов и аспирантов, специализирующихся по ботаническому направлению, а также на самообразование молодых специалистов, работа которых связана с преподаванием ботаники.

ВВЕДЕНИЕ

Ариадниной нитью ботаники
является система. Без неё - хаос.
К.Линней

Систематика растений - наука о разнообразии, классификации, происхождении, эволюции и родственных связях автотрофных организмов, населяющих планету Земля. Она состоит из двух разделов: таксономии растений, включающей номенклатуру, теорию и практику построения систем, и филогении - изучающей и устанавливающей родственные связи растений, являющейся основой познания реальной эволюции таксонов и построения филемы растительного мира.

Любая система является иерархической. Её элементы объединяются в группы более высоких рангов (виды - в роды, роды - в семейства, семейства - в порядки и т.д.). Основной операционной единицей систематики является таксон. Таксоном называется группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определённую таксономическую категорию того или иного ранга. Здесь различают два понятия: таксономическая (систематическая) единица и таксономическая категория.

Таксономическая единица - это конкретная группа определённого ранга, например: вид *Nelumbo nucifera* - Лотос орехоносный; род *Nelumbo* - Лотос; семейство *Nelumbonaceae* - Лotosовые и т.д.

Таксономическая категория обозначает ранг группы (например, вид, род, семейство и т.д.).

Правила наименования растений и иерархия таксонов определяются Международным кодексом ботанической номенклатуры, согласно которому принята следующая система таксономических категорий:

REGNUM PLANTAE (VEGETABILE) – ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ			
ТАКСОН		ОКОНЧАНИЕ	
латинское	русское	латинское	русское
Divisio	Отдел	-ophyta	-образные
Classis	Класс	-opsida*	-видные
Ordo	Порядок	-ales	-подобные (-цветные)
Familia	Семейство	-aceae	-о(е)вые
Genus	Род	-	-
Species	Вид	-	-

* Для классов водорослей применяется окончание *-ophyceae*;

Название вида подчиняется правилам бинарной номенклатуры, то есть состоит из двух слов - названия рода и видового эпитета. В тексте эти два слова выделяются курсивом, также курсивом выделяются названия таксонов любого ранга.

Кроме рода и вида, таксоны названия таксонов имеют стандартные окончания в соответствии с их рангом, т.е. по окончанию названия таксона можно судить о его ранге. Каждое отдельное растение рассматривается как принадлежащее к ряду таксонов последовательно соподчинённых рангов. Основным в иерархии рангов является вид. Каждый вид принадлежит какому-либо роду, род - семейству, семейство - порядку, порядок - классу, класс - отделу. Например, иерархическая подчинённость *Equisetum arvense* - Хвоща полевого следующая: он относится к роду *Equisetum* (Хвощ), семейству *Equisetaceae* (Хвощёвые), порядку *Equisetales* (Хвощеподобные), классу *Equisetopsida* (Хвощевидные), отделу *Equisetophyta* (Хвощеобразные).

В случае необходимости в систему вводится большее число таксонов разного ранга путём использования дополнительных таксономических категорий, обозначаемых путём прибавления к ним префикса "под" (*sub-*) и изменением окончания: *subdivisio* - подотдел (*-ophytina*); *subclassis* - подкласс (*-idae*); *subordo* - подпорядок (*-inae*); *subfamilia* - подсемейство (*-oideae*); *subgenus* - подрод; *subspecies* - подвид (два последних таксона без изменения окончания). Иногда употребляются дополнительные промежуточные таксономические категории, обозначаемые приставкой "над" (*super-*), например, *superordo* - надпорядок (*-anae*) и т.д.

ОБЗОР СИСТЕМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В истории развития систематики растений последовательно сменяли друг друга три типа систем - искусственные, естественные и филогенетические.

Первые попытки классификации растений встречаются в греческой античной науке в трудах Теофраста (370-285 гг. до н.э.), который считается "отцом ботаники". Классификация Теофраста была довольно простой, он делил все растения на деревья, кустарники, полукустарники и травы. В составе наземной флоры он выделял вечнозелёные и листопадные растения, цветущие и не цветущие, а в составе водной - пресноводные и морские растения. Эта классификация носила и утилитарный характер, знания о растениях увязывались с вопросами их практического использования.

Долгое время, вплоть до XVI века, каких-либо заметных попыток классификации растений не было. Предпосылки к проведению классификации растений возникли в связи с появлением ботанических садов, где можно было изучать живые растения, открытием гербаризации как способа длительного сохранения растений и распространением книгопечатания с иллюстрациями.

Первые травники появились в Германии. Их авторы О. Брунфельс (1530-1536), И. Бок (1539) и Л. Фукс (1543) известны как "отцы немецкой ботаники". Эти издания не содержали какой-либо системы, но описания в них располагались по внешнему сходству растений. Были предприняты попытки и классификации растений. Крупный швейцарский натуралист К. Геснер (1544) сформулировал понятие рода и вида (его работа была опубликована через 200 лет) и наметил принципы бинарной номенклатуры. Для целей классификации он признавал важнейшими признаками строение цветка и плода. Итальянский ботаник А. Чезальпино (1519-1603) создал первую научную систему растительного царства, основываясь на строении семян и плодов. Известные ему 840 видов растений он разделил на 15 классов, в 16-й класс выделил растения, не имеющие цветков и плодов. Английский учёный Джон Рей (1627-1705) классифицировал растения по формам цветка и плода, ввёл в ботанику разделение растений на однодольные и двудольные. Французский ботаник Ж. Турнефор (1656-1708) основывал свою систему на форме венчика, т.е. она была ещё более искусственной, чем у Д. Рея.

Роль реформатора ботаники сыграл Карл Линней (1707-1778). В основу своей системы он положил учение Камерариуса о поле у растений. Его система тоже была искусственной, но выгодно отличалась от системы Рея, Турнефора и их предшественников. Линней строил свою систему, основываясь на особенностях органов спороношения, числа, размеров и расположения тычинок и пестиков. Эти признаки были более существенными, чем околоцветник (система Турнефора, которого Линней называл "короллистом") и более наглядными и удобными для определения, чем плоды (система Чезальпино - фруктиста (fructus - плод) и, отчасти, Рея). Линней отбросил древнее деление растений на деревья, кустарники и травы. Он поделил растительный мир на 24 класса, в

последний поместил все споровые растения.

Схема системы К. Линнея

- 1-класс: Однотычинковые (*Monandria*)
- 2-класс: Двутычинковые (*Diandria*)
- 3-класс: Трёхтычинковые (*Triandria*)
- 4-класс: Четырёхтычинковые (*Tetrandria*)
- 5-класс: Пятытычинковые (*Pentandria*)
- 6-класс: Шеститычинковые (*Hexandria*)
- 7-класс: Семитычинковые (*Heptandria*)
- 8-класс: Восьмитычинковые (*Octandria*)
- 9-класс: Девятытычинковые (*Enneandria*)
- 10-класс: Десятытычинковые (*Decandria*)
- 11-класс: Двенадцатытычинковые (*Dodecandria*)
- 12-класс: Двадцатытычинковые (*Isocandria*)
- 13-класс: Многотычинковые (*Polyandria*)
- 14-класс: Двусильные (*Didymania*)
- 15-класс: Четырёхсильные (*Tetradymania*)
- 16-класс: Однобратственные (*Monadelphina*)
- 17-класс: Двубратственные (*Diadelphia*)
- 18-класс: Многобратственные (*Polyadelphia*)
- 19-класс: Сростнопыльниковые (*Syngenesia*)
- 20-класс: Сростнопыльникопестичные (*Gynandria*)
- 21-класс: Однодомные (*Monoecia*)
- 22-класс: Двудомные (*Dioecia*)
- 23-класс: Многобрачные (*Polygamia*)
- 24-класс: Тайнобрачные (*Cryptogamia*)

Огромной заслугой К.Линнея было создание терминологии. Он ввёл в ботанику до 1000 терминов, разработал бинарную номенклатуру, обозначив двумя словами родовую и видовую принадлежность растений.

Реформы в ботанике, проведённые Линнеем, позволили навести порядок в систематике, установив единство принципов при описании растений. Система Линнея вошла во всеобщее употребление, в России применялась до 30-х годов XIX века. Однако уже сам Линней понимал, что искусственная система имеет чисто служебное и временное значение для классификации растений, она предназначена только для диагноза, то есть основана на принципах удобства пользования.

Естественные системы основаны на принципах сходства по многим признакам. Построение первой естественной системы растительного мира - заслуга французского ботаника А.-Л. Жюссье (*Jussieu*). Он расположил громадное количество известных к тому времени растений (около 20000) в 100 семейств и 15 классов (1789 год). В основу своей системы Жюссье положил не отдельные признаки, а многие - строение околоцветника, расположение его частей, строение и расположение пестика и тычинок, строение плодов и семян и др. Классы системы Жюссье были искусственными и не удержались в дальнейшем, но естественные семейства были намечены удачно.

Схема системы А. Жюссье

I. *Acotyledones* (растения без семядолей)

Один класс: водоросли, грибы, печёночники, мхи, папоротники

II. *Monocotyledones* (растения с одной семядолей)

I. Класс *Monohypogauae* - верхняя завязь

- 2. Класс *Monoperigynae* - средняя завязь
- 3. Класс *Monoopigynae* - нижняя завязь
- III. *Dicotyledones* (растения с двумя семядолями)
 - A. *Monoclinae* (нераздельнолопые)
 - a) *Apetalae* (безлепестные)
 - 1. Класс *Epistaminea* - тычинки над пестиком
 - 2. Класс *Peristaminea* - тычинки около пестика
 - 3. Класс *Hipostaminea* - тычинки под пестиком
 - b) *Monopetalae* (спайнолепестные)
 - 1. Класс *Hypocoroleae* - венчик под пестиком
 - 2. Класс *Pericopolleae* - венчик около пестика
 - 3. Класс *Epicorolleae Synantherae* - венчик над пестиком, тычинки сросшиеся
 - 4. Класс *Epicorolleae Chorisantherae* - венчик над пестиком, тычинки не сросшиеся
 - c) *Polypetalae* (раздельно-, или многолепестные)
 - 1. Класс *Epipetalae* - лепестки над пестиком
 - 2. Класс *Hypopetalae* - лепестки под пестиком
 - 3. Класс *Peripetalae* - лепестки около пестика
- B. *Diclinae* (раздельнолопые, без венчика). Один класс: сборная группа - хвойные, серёжкоцветные, крапивоцветные и др.

В 1813 году была опубликована система швейцарского ботаника О. Декандоля (de Candolle). При построении своей системы он основывался не только на морфологии, но и на анатомических признаках. Он делил растительный мир на две группы - сосудистые, или семядольные и бессосудистые, или безсемядольные, и по этим группам распределял семейства. Причём папоротники, хвощи и плауны у него находились в классе однодольных по типу расположения спорангиев. К началу XIX века число видов растений, изученных ботаниками, от 10000 во времена К. Линнея, возросло до 75000. Декандоль решил заново критически изучить весь огромный материал, описать все виды и расположить их по своей системе. Эта колоссальная работа, начатая в 1818 году, была продолжена его сыном Альфонсом и внуком Казимиром. Монументальный многотомный труд Декандолей "Введение в естественную систему растительного мира" выходил в свет на протяжении многих десятилетий (1818-1874). Сочинение это составило эпоху в ботанике. По системе Декандоля составлялись крупнейшие флористические труды на протяжении почти всего века.

Филогенетические системы основаны на принципах родства, их создание началось под влиянием эволюционных идей Ч. Дарвина. Одной из самых известных первых филогенетических систем является система А.Энглера (1886). Она представляла собой "филогенизированную" естественную систему предшественников. В ней покрытосеменные в ранге подотдела отнесены наряду с голосеменными к отделу *Embryophyta siphonogata*, однодольные предшествуют двудольным; двудольные разделены на подклассы *Archaechlamideae* (Первичнопокровные) и *Metachlamideae* (Вторичнопокровные, т.е. спайнолепестные). В начале системы первичнопокровных располагаются *Monochlamideae* (Однопокровные).

Система А. Энглера получила широкое распространение и используется до сих пор. По этой системе расположены многие гербарии и по ней строятся определители высших растений.

С начала XX века начали появляться многочисленные системы покрытосеменных растений. Австрийский ботаник Р. Веттштейн в основу

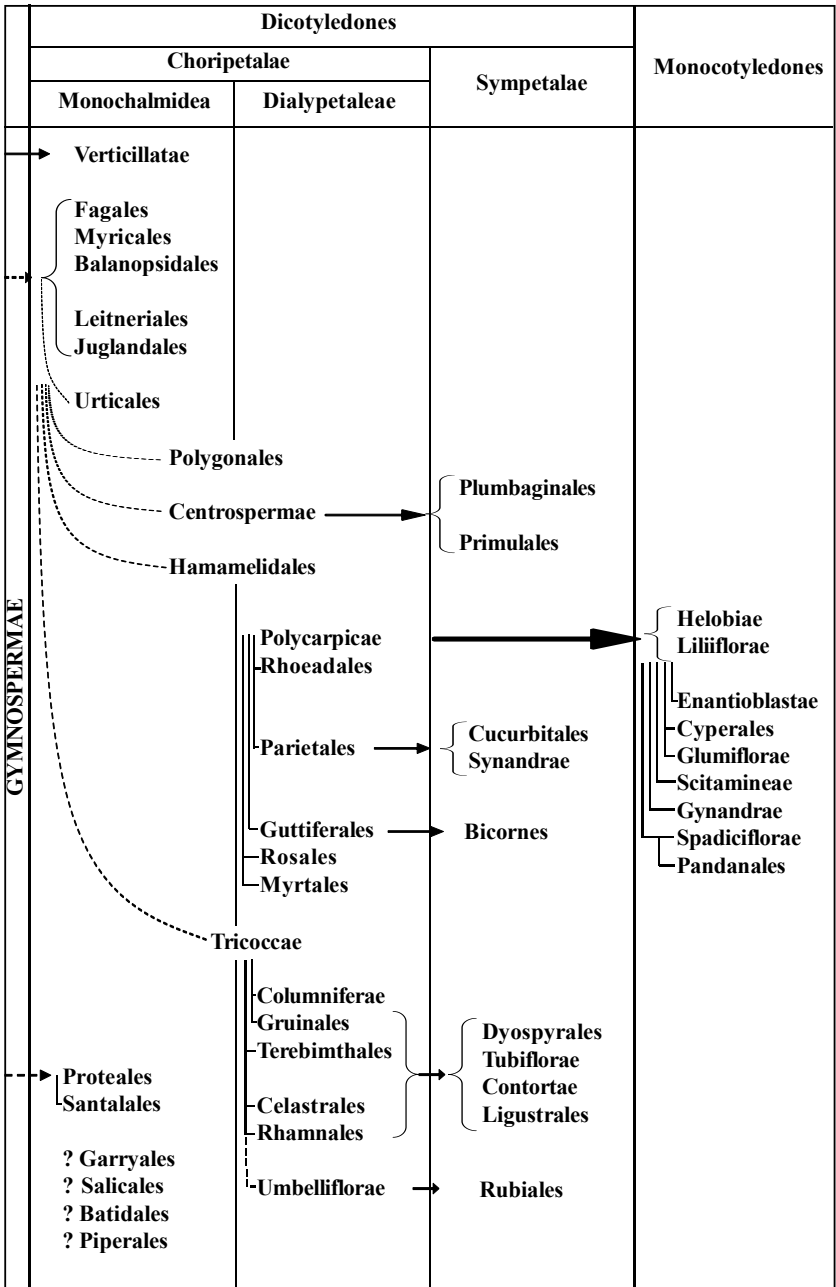


Рис.1. Схема системы Р. Ветштейна

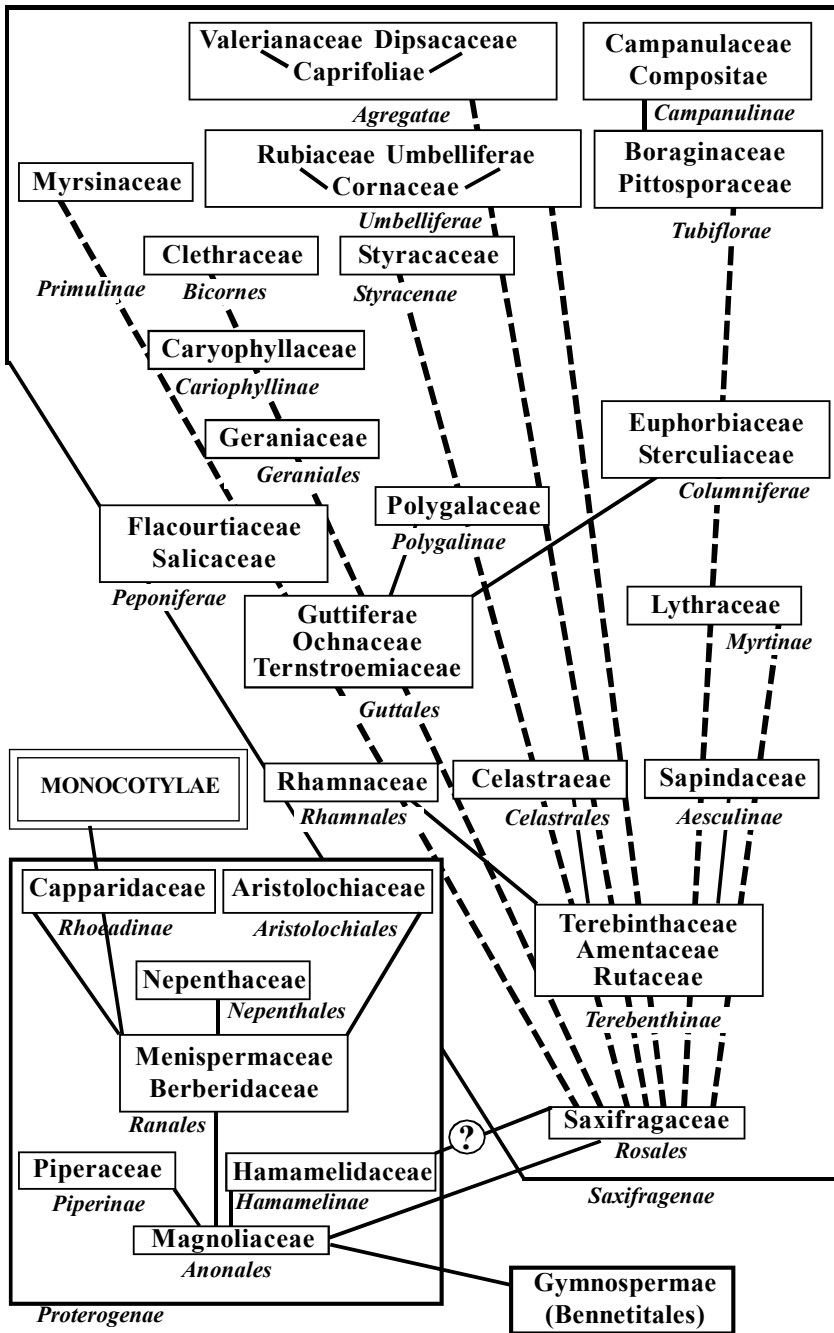


Рис.2. Схема системы Г. Галлира

DICOTYLEDONEAE

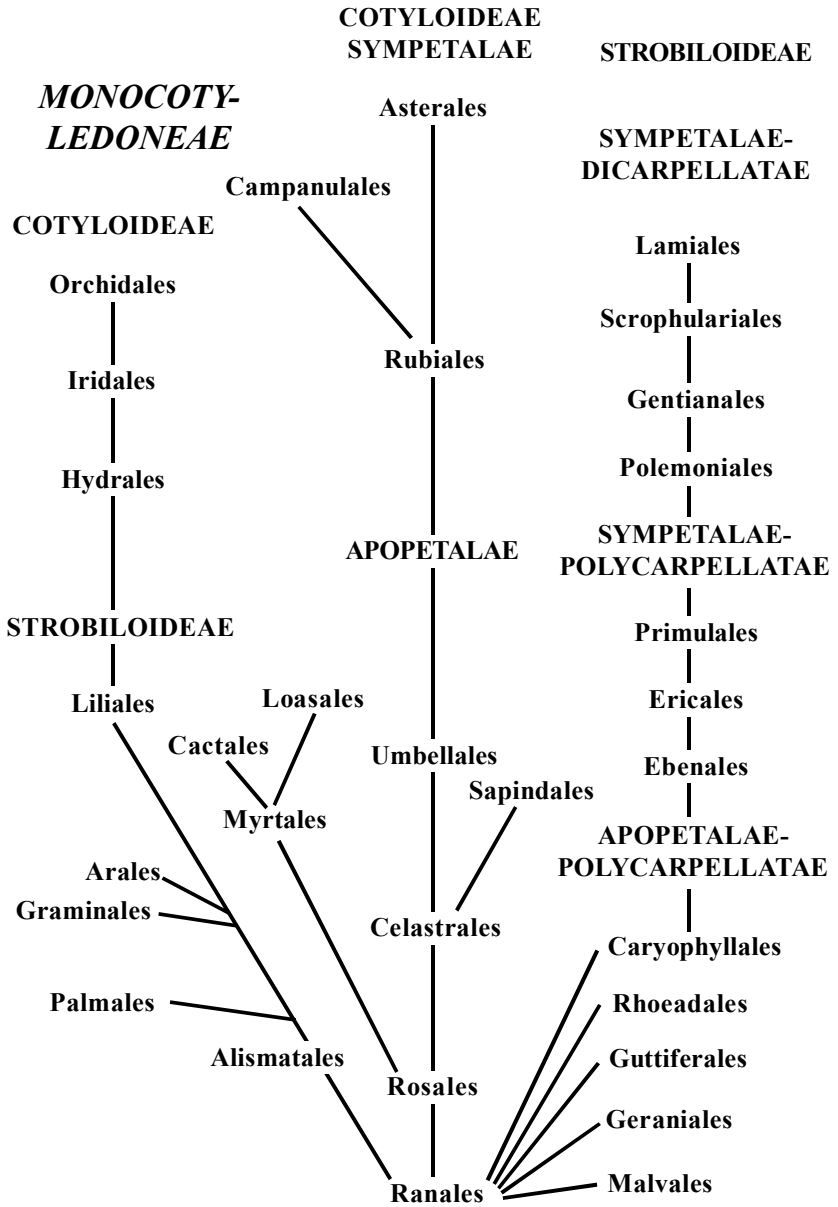


Рис.3. Схема системы Ч. Бесси

своей системы (1912, 1924) положил разработанную им оригинальную псевдантовую теорию происхождения цветка от репродуктивных органов Эфедроподобных предков. В основании этой системы помещены Однопокровные, которые являются примитивными, давшими начало Многоплодниковым и другим более совершенным порядкам. Однодольные считаются специализированной группой и выводятся из Многоплодниковых (рис. 1). Следует отметить, что в его системе отдельно стоят *Verticillatae* (Казуариновидные), порядки *Proteales* и *Santalales*. Не нашли места в системе такие порядки, как *Garryales*, *Salicales*, *Batidales* и *Piperales*.

Параллельно с системами, в основе которых стоят Однопокровные, возникли системы, где в качестве предков покрытосеменных растений рассматриваются Беннетитовидные с обоеплодными стробилами, из которых выводятся Многоплодниковые, из них - все остальные группы порядков. В этих системах Однопокровные не примитивные, а производные от более примитивных растений. Однодольные выводятся из Многоплодниковых через *Helobiae* (*Alismatidae*). Одной из таких систем была система Г. Галлира (1893), многократно переделывавшаяся, явившаяся основой для многих более поздних филогенетических построений (рис. 2).

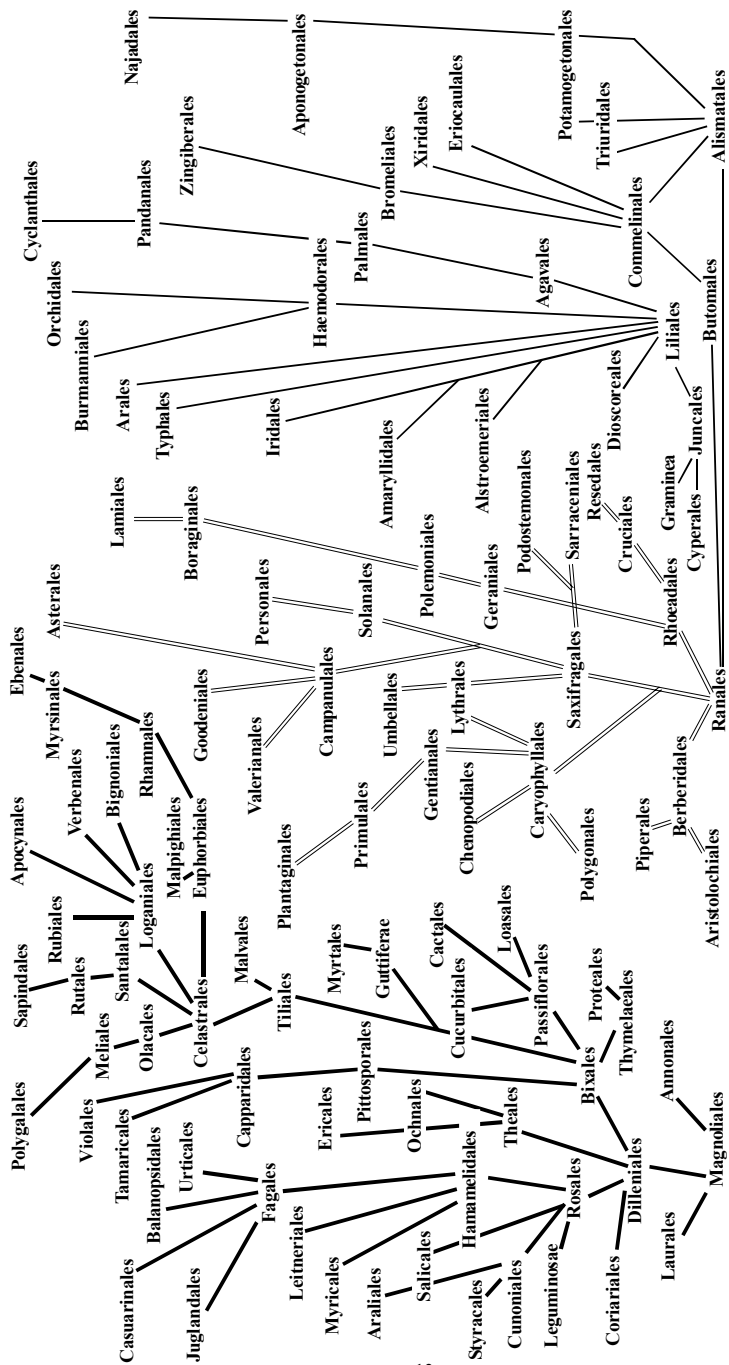
На этой же основе построена и система американского учёного Ч. Бесси (1915). Покрытосеменные рассматриваются как монофилетическая группа, в основе которой лежит порядок *Ranales*, соответствующий Многоплодниковым, а от него несколькими стволами отходят остальные порядки, однодольные связаны с двудольными через порядок *Alismatales* (рис. 3).

Идея первичности Многоплодниковых нашла отражение в работе английских палеоботаников Н. Арбера и Дж. Паркина, создавших стробилирную (эуантовую) теорию происхождения цветка (1907), получившую широкое распространение и ставшую основой для возникновения многочисленных вариантов филогенетических систем, признающих монофилетическое происхождение покрытосеменных и безусловную примитивность этой группы растений.

Большую известность получила также система английского ботаника Дж. Хатчинсона (1969), существенным отличием которой было, помимо строения цветка, применение признака деревянистости и травянистости. По его мнению, древнейшие покрытосеменные (а именно, Многоплодниковые) дифференцировались на "деревянистую" линию эволюции (*Magnoliales*) и "травянистую" (*Ranales*), от последних произошли травянистые двудольные и однодольные (рис. 4). Однако представление о том, что эволюция деревянистых и травянистых форм двудольных шла независимо, привело к тому, что многие естественные таксоны оказались разьединёнными, а сами группы "Lignosae" (деревянистые) и "Herbaceae" (травянистые) - искусственными.

В нашей стране в первой половине XX века также были созданы многочисленные системы аналогичного характера (Х.Я. Гоби, 1916; Б.М. Козо-Полянский, 1922; Н.А. Буш, 1940; А.А. Гроссгейм, 1945). Система А.А. Гроссгейма изображена как горизонтальный срез филогенетического древа с выделением трёх эволюционных уровней развития (рис. 5).

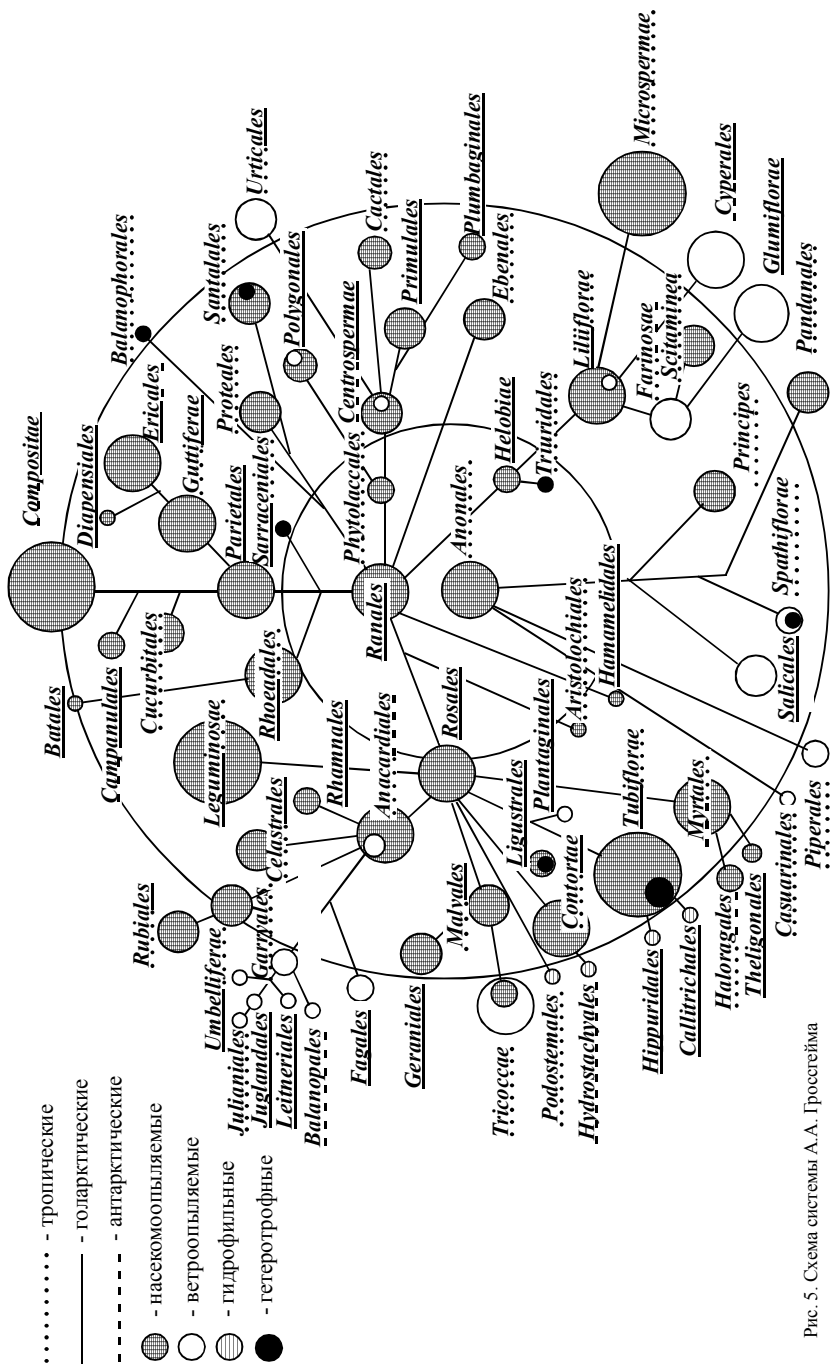
Современными системами, широко используемыми в ботанической литературе, являются многовариантные системы А.Л. Тахтаджяна (1942, 1954, 1959, 1966, 1997), А. Кронквиста (1968, 1981, 1982), Р. Торна (1999, 2000) и др. Система А.Л. Тахтаджяна постоянно уточнялась и дорабатывалась, но её основная идея оставалась неизменной - монофилетическое происхождение покрытосеменных и примитивность



Lignosae (fundamentally woody) — Dicotyledones — Herbacea (fundamentally herbaceous) — Monocotyledones

Hypothetical proangiosperms

Рис.4. Схема системы Дж. Хатчинсона



- - тропические
- - голарктические
- - - - - антарктические
- - насекомоопыляемые
- - ветроопыляемые
- ◐ - гидрофильные
- ◑ - гетеротрофные

Рис. 5. Схема системы А.А. Гроссгейма

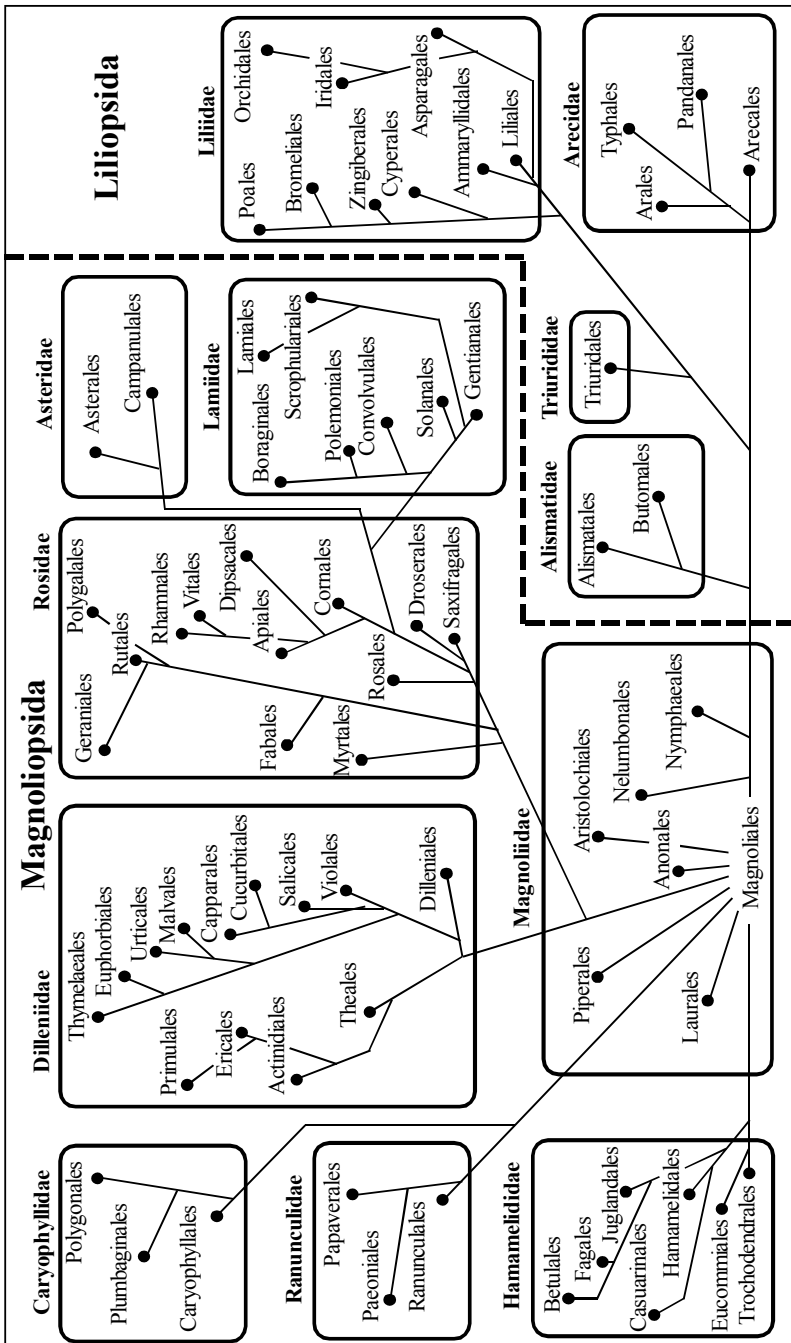


Рис.6. Схема системы А.Л. Тахтаджяна

Многоплодниковых, из которых выводятся все остальные таксоны. Она построена по типу филогенетического древа, в котором таксоны соединены линиями, означающими родственные связи (рис. 6).

В противовес монофилетическим системам появились полифилетические, предполагающие независимое происхождение отдельных групп покрытосеменных растений от разных голосеменных предков. В начале XX века разработана полифилетическая система Н.И. Кузнецова (1936). В этой системе большинство покрытосеменных имеют родственные отношения с Беннетитовидными, но некоторые таксоны, имеющие спорное положение в монофилетических системах, выделены в отдельные группы с независимым происхождением от неизвестных голосеменных предков. Это *Casuarinales (Verticillatae)*, *Proteales-Santalales*, *Piperales*, *Salicales* и достаточно обширная группа Однопокровных (*Hamamelidanae*), давшая начало Центросеменным (*Caryophyllanae*). Таксоны располагаются на трёх эволюционных уровнях, отражающих степень эволюционной продвинутости (рис. 7). Одной из последних систем такого типа является система французского ботаника А. Амберже (1960).

Нельзя обойти вниманием ещё одну проблему, которая получила широкое распространение в систематике, особенно в зарубежной науке - это проблема бурного развития т.н. "кладистической систематики". В изложенном в пособии материале этой проблеме внимания не уделено, поскольку она входит в противоречие с основной объединяющей всю биологию идеей - эволюцией. В противоположность филогенетической систематике, кладизм основан на принципах сходства, что было в своё время положено в основу создания искусственных систем.

Основоположителем кладистического анализа (от греческого *cladus* - ветвь) считается немецкий энтомолог Вилли Хенниг (W. Hennig, 1913-1976), опубликовавший в 1950 г. книгу "Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik". Одной из заслуг Хеннига является то, что он ввел в употребление несколько важных терминов: апоморфия, или апоморфный признак (означает прогрессивный т.е. продвинутый, или производный, вторичный признак); плезиоморфия, или плезиоморфный признак, означает примитивный признак (называемый также исходным, анцестральным, предковым или генерализованным признаком). Плезиоморфия и апоморфия - это два альтернативных состояния признака, соответственно до и после произошедшего с признаком эволюционного изменения. Эти понятия являются относительными: если эволюция идет от состояния А к состоянию В и далее к С, то В является апоморфией по отношению к А, но плезиоморфией по отношению к С. Термины "апоморфный" и "плезиоморфный" имеют только одно значение - направление эволюционного изменения данного признака в данном случае, что делает эти термины более строгими. Апоморфия, отличающая данный таксон от всех прочих, называется его аутоапоморфией (или автоапоморфией), а апоморфия, общая для нескольких таксонов, называется их синапоморфией. Плезиоморфия, общая для нескольких таксонов, называется их симплезиоморфией.

Опуская методику построения кладограммы, то есть варианта филогенетической схемы (родословного древа), следует отметить, что её особенность состоит в том, что из многочисленных способов образования новых таксонов признается только дивергенция (в точках ветвления могут возникать только две ветви). Построение кладограмм обычно осуществляется при помощи компьютерных программ, но при этом возникает множество различных вариантов, иногда несколько десятков тысяч. Чтобы выбрать из этого множества наиболее

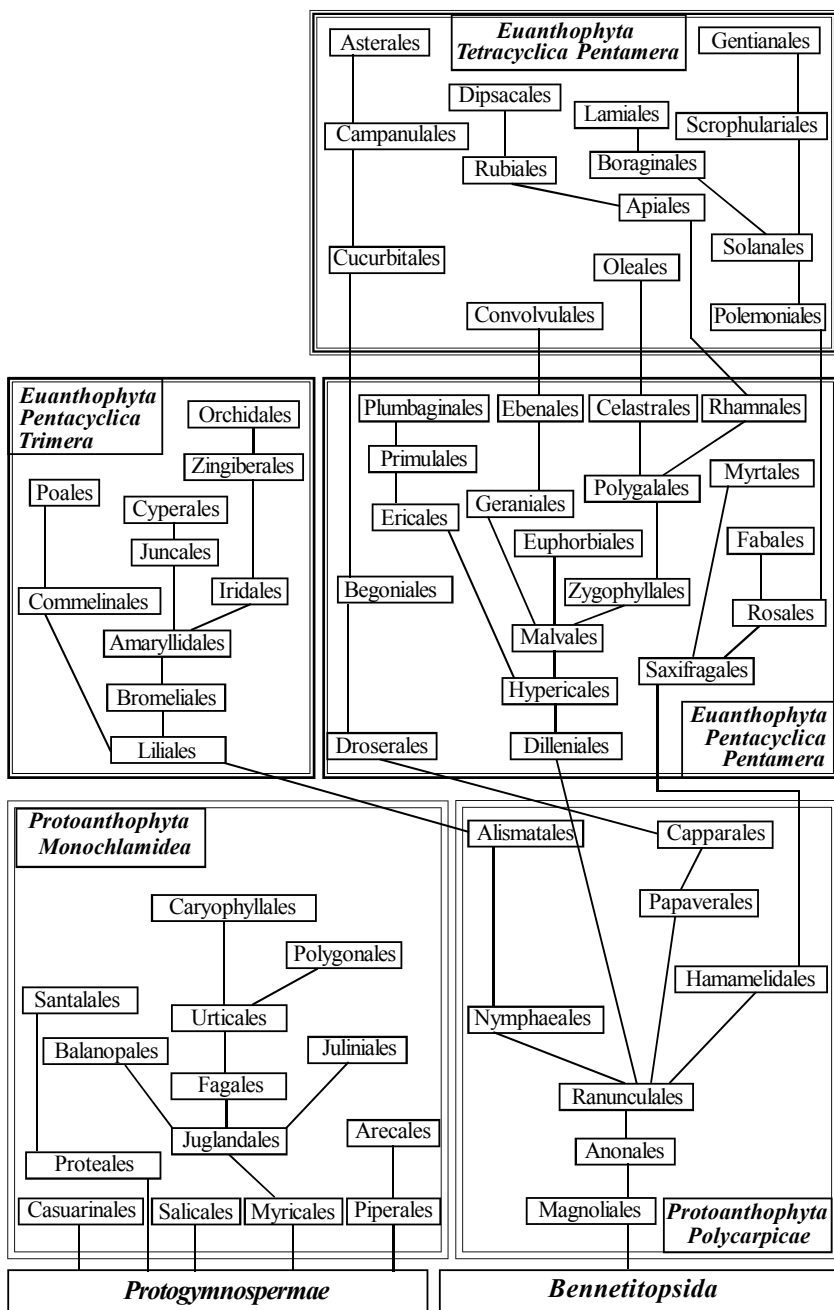


Рис.7. Схема системы Н.Н. Кузнецова

приемлемые деревья, приходится вводить так называемый принцип парсимонии (экономии): среди множества деревьев наиболее приемлемы самые короткие (с минимальным числом параллелизмов и реверсий признаков). Тем самым предполагается, что эволюция идет самым быстрым путем.

Кладисты считают, что в системе могут выделяться только монофилетические группы, то есть произошедшие от общего предка.

Такая группа должна включать все таксоны, произошедшие из одной точки ветвления кладограммы. Кладизм ставит целью установить точное филогенетическое положение предка группы. При этом общий предок группы со всеми его потомками отделяется от ствола группы, дальнейшей анагенетической эволюции группы придается второстепенное значение. Хотя конечные представители группы могут весьма далеко отклоняться от общего предка, все они должны входить с ним в один таксон. В результате объем группы может расширяться далеко за пределы, принятые в классической систематике, а разграничение таксонов по комплексам морфо-физиологических признаков становится нечетким.

Следование апоморфному принципу выделения таксонов и строгое разграничение апоморфных и плезиоморфных признаков придают кладистике логическую стройность, но во многом она только кажущаяся. Кладизм полностью разрушает всякое подобие иерархической классификации организмов, подрывая основы классической систематики. В отличие от прежних классификаций кладисты заполняют переходы между группами рядами форм, самостоятельно ответвляющимися от общего ствола, причем каждый такой ряд форм выделяется в особый таксон высокого ранга (Л.П. Татаринов. Современные тенденции в развитии филогенетических исследований, 2004)

Одним из примеров построения кладистической системы покрытосеменных растений является система, созданная тремя международными группами ботаников-систематиков, работавших над построением консенсусной системы классификации цветковых растений на основе молекулярного анализа ДНК двух хлоропластных и одного рибосомального генов (материал опубликован в журнале *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009). В отличие от прежних научных классификаций, разработанными отдельными учёными, классификация была подготовлена коллективом из 29 систематиков, обработавших обширный материал по молекулярной филогении отдела покрытосеменных. Эта система получила название APG (Angiosperm Phylogeny Group), она должна была преодолеть недостатки других систем классификации покрытосеменных - Кронквиста (1962, 1981), Торна (1999 и 2000), Тахтаджяна (1997).

Известно три варианта этой системы: APG I (1998), APG II (2003), APG III (2009), отличающихся друг от друга количеством вовлечённых в исследование таксонов. В APG III включено 59 порядков и 477 семейств, причём 58 семейств упразднено и включено в состав других семейств, например *Fumariaceae* в состав *Papaveraceae*, *Alliaceae* - в *Amaryllidaceae* и т.д.

В системе используются таксоны, имеющие ранг выше порядка, они объединены в неформальные группы (клады), для которых авторы не стали устанавливать формальные научные (латинские) названия, объясняя это тем, что такие группы являются в достаточной степени условными. Названия этих групп даны в указанных системах только на английском языке (*fabids*, *lamids* и т.д.). Двудольным растениям в этих системах соответствует не традиционный класс *Magnoliopsida* (*Dicotyledones*), а совокупность монофилетической группы эвдикоты (*eudicots*) и остатков

от различных базальных групп (core eudicots).

Эта система является частью общей системы растений, в которой главные "клады" Зелёных морских водорослей признаны классами, в связи с чем все наземные растения, включая покрытосеменные, должны быть включены в единый класс, обозначенный как *Equisetopsida* (Хвощеобразные). Этот класс насчитывает 16 главных клад, которые должны быть признаны подклассами, в том числе и покрытосеменные как *Magnoliidae*. Кладограмма покрытосеменных приведена на рисунке 8.

По сути дела эта система "подогнана" под филогенетическую (монофилетическую) систему А.Л. Тахтаджяна, в ней обозначены такие группы порядков, как Нимфейные, Лилейные, Розовые, Магнолиевые, Астровые и другие, правда, с разными объёмами. С другой стороны, родство ряда таксонов вызывает сомнение. Так в этой системе близкородственными являются далеко не родственные порядки: Злакоцветные-Ароидноцветные; Лютикоцветные-Протеиноцветные; Тыквенноцветные-Букоцветные; Гвоздикоцветные-Кизиловцветные и др.

Использование стандартизированных классификационных алгоритмов приводит к замене осмысленной классификации на бессмысленную, когда реальные родственные связи подменяются формальными. На первый взгляд система стройная, но она не позволяет ставить вопрос о родственных отношениях тех или иных конкретных групп растений. Согласно алгоритму Покрытосеменные растения происходят от хвощей, что может быть верным лишь в отношении порядка *Casuarinales*.

В завершении следует отметить, что проблема построения филогенетической системы растений остаётся открытой, и на этом пути применяются и будут применяться новые методы и методики исследований с использованием современных технических средств.

"Каковы бы ни были чисто практические неудобства постоянно изменяющейся системы классификации, она должна постоянно совершенствоваться..." (А.Л. Тахтаджян. Система магнолиофитов, 1987)

Следует отметить, что построение филогенетических систем большей частью касалось высших растений с большим перевесом в сторону создания систем цветковых растений. В построении же общей системы растений дискуссионным считался вопрос о предках высших растений. На их роль выдвигались разные отделы водорослей. Так, например, Н.А. Буш (1924) предками высших растений считал Бурые водоросли (*Phaeophyta*), которые дали начала первичным архегонияльным растениям (*Protarchegoniatae*). От первичных архегоният берут начало три эволюционные линии (рис. 9): Мохообразные (*Bryophyta*); Плаунообразные (*Pteridophyta bicillata*, т.е. группа растений с двужгутиковыми сперматозоидами), дальнейшая эволюция которых привела к появлению Семенных плаунов (*Lepidospermae*), Хвойных (*Coniferae*) и Гнетовых (*Gnetinae*); Папоротникообразные и Хвощеобразные (*Pteridophyta polycillatae*, т.е. растения с многожгутиковыми сперматозоидами), давшие начало Семенным папоротникам (*Pteridospermae*), и Саговникам (*Cycadinae*), от которых произошли Покрытосеменные. Происхождение Однопокровных Н.А. Буш связывает с Гинкговыми (*Ginkgoanae*) и Кордаитовыми (*Cordaitinae*), через гипотетическую группу Первичнооднопокровных (*Protomonochlamydae*). Все остальные покрытосеменные выводятся из Беннетитовых (*Bennetitinae*).

В большинстве систем происхождение высших растений связывается с Зелёными водорослями (*Chlorophyta*). Все высшие растения в своих клетках имеют весь набор пигментов, свойственный Зеленым

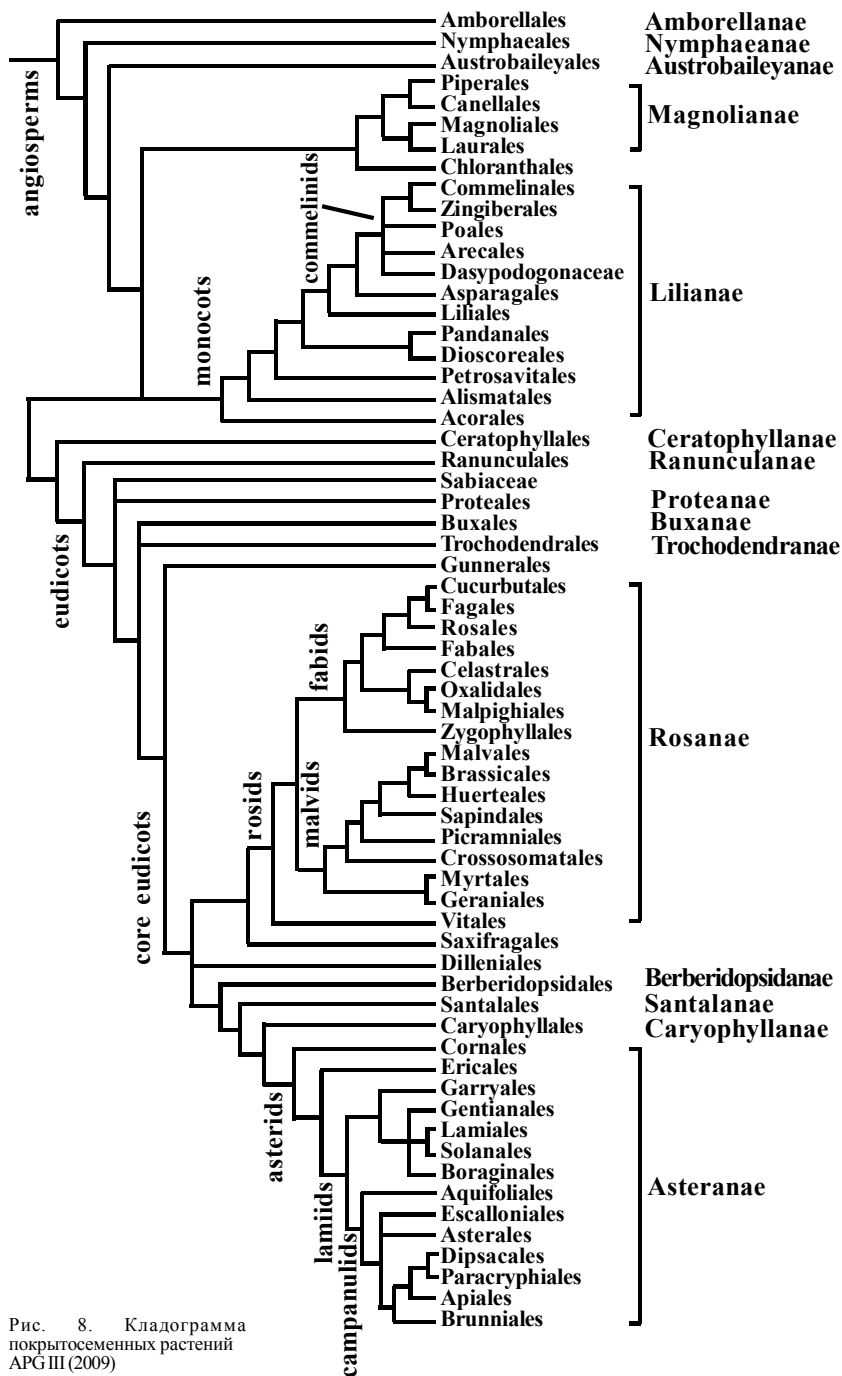


Рис. 8. Кладогамма покрытосеменных растений APG III (2009)

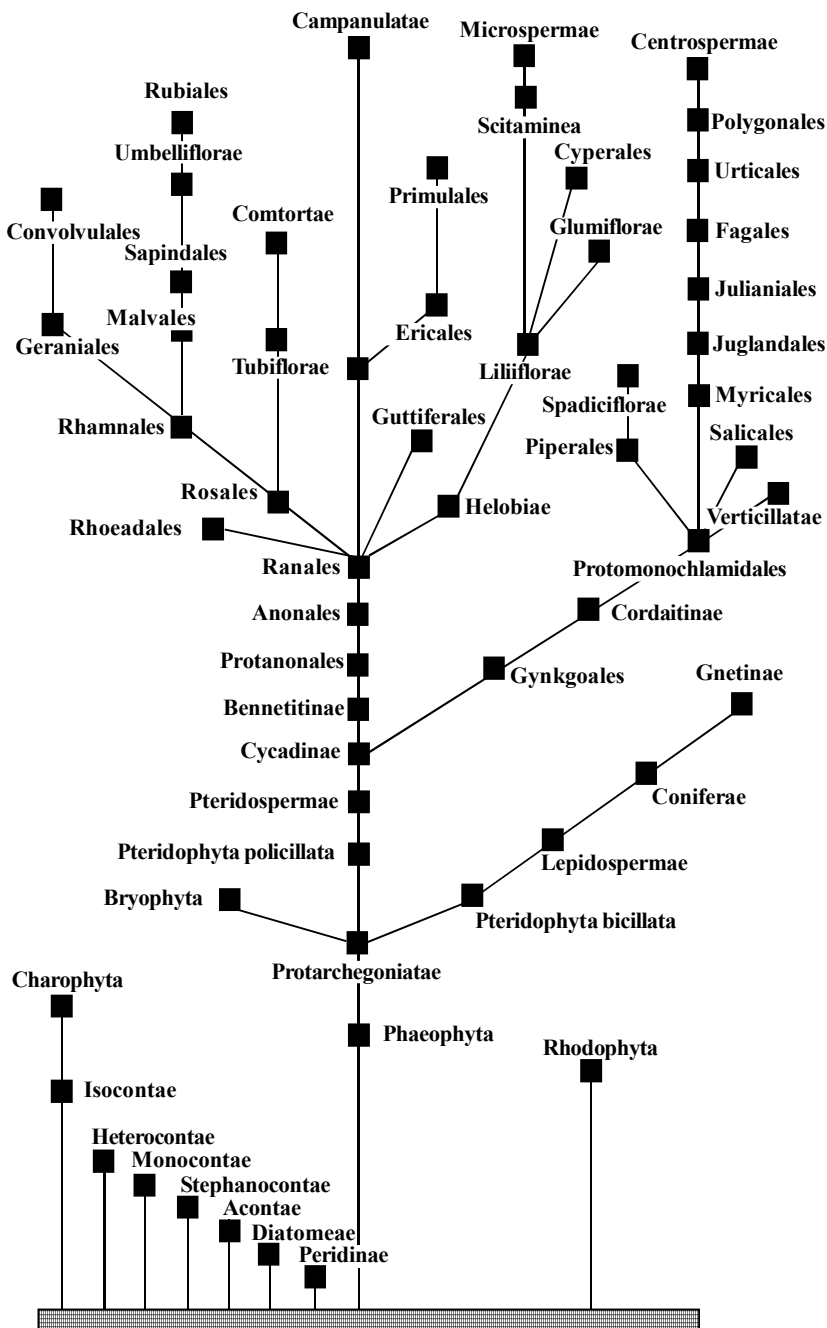


Рис.9. Схема системы Н.А. Буша

водорослям, и характеризуются одинаковым с ними химизмом фотосинтеза и общим обменом веществ. Кроме того, строение хлоропластов высших растений и хроматофоров Зелёных водорослей имеет общие черты, в них развиты тилакоиды с системой гран.

К низшим растениям долгое время относили грибы, лишайники, миксомицеты, водоросли, бактерии, вирусы. Постепенно круг низших растений сузился и были выделены собственно растения – автотрофные организмы. Систематика низших растений затруднена из-за бедности морфологических признаков. Среди них наблюдается параллелизм морфологической эволюции, когда виды с одними и теми же морфологическими признаками (одноклеточный, нитчатый, пластинчатый талломы) встречаются среди разных классов и даже разных отделов водорослей. Кроме того, низшие и высшие растения имеют разные типы эволюционных процессов.

Эволюция высших растений имеет дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких производных таксонов, но каждый вид имеет только одного предка, он монофилетичен. Поэтому эволюция носит постепенный и длительный характер, её направление можно изобразить в виде эволюционных деревьев, построенных по принципу кладогенеза – увеличению числа ветвей в группе, вызванное явлениями ароморфоза и идеоадаптации.

Значительно реже в эволюции высших растений наблюдается объединение двух геномов близкородственных видов. Такой тип эволюции носит название симгенеза (виды L и M, P и Q на рисунке 10,3). Однако такое объединение геномов между дальнородственными видами, такими, как F и O, невозможно или крайне затруднено.

Для низших растений основой эволюции является симбиогенез, обусловленный объединением геномов филогенетически отдалённых видов, (рис. 10,4) и предком одного вида могут стать два далеко не родственных вида. Это вытекает из достаточно убедительного доказательства симбиотического происхождения эукариотической клетки, изложенного в основных положениях теории симбиогенеза (Л. Маргелис, 1983). Согласно теории клеточного симбиоза, эукариотическая клетка представляет собой сложную структуру, состоящую из клеток нескольких типов, которые живут в симбиотических отношениях друг с другом в пределах общей клеточной мембраны.

В основе симбиотической теории происхождения и эволюции клеток лежит фундаментальное разграничение в живой природе - между прокариотами и эукариотами, т. е. между бактериями, актиномицетами и сине-зелёными водорослями с одной стороны и организмами, состоящими из клеток с истинными ядрами - животными, грибами и растениями - с другой.

Предполагается, что некоторые органоиды - митохондрии, фотосинтезирующие пластиды и двигательные структуры (ундулиподии) произошли от свободноживущих бактерий, которые в результате симбиоза были в определенной последовательности включены в состав клеток прокариот-хозяев (рис. 11).

В ходе эволюции возникали многократные эндосимбиозы уже между эукариотическими клетками, давшим начало многим независимым эволюционным линиям. Например, фотосинтезирующие эукариотические клетки были поглощены эндоцитозом гетеротрофными клетками и превратились в них в пластиды, покрытые тремя мембранами - две мембраны хроматофора плюс эндоцитозная мембрана клетки-хозяина. В некоторых таких хроматофорах сохранились редуцированные ядра – нуклеоморфы.

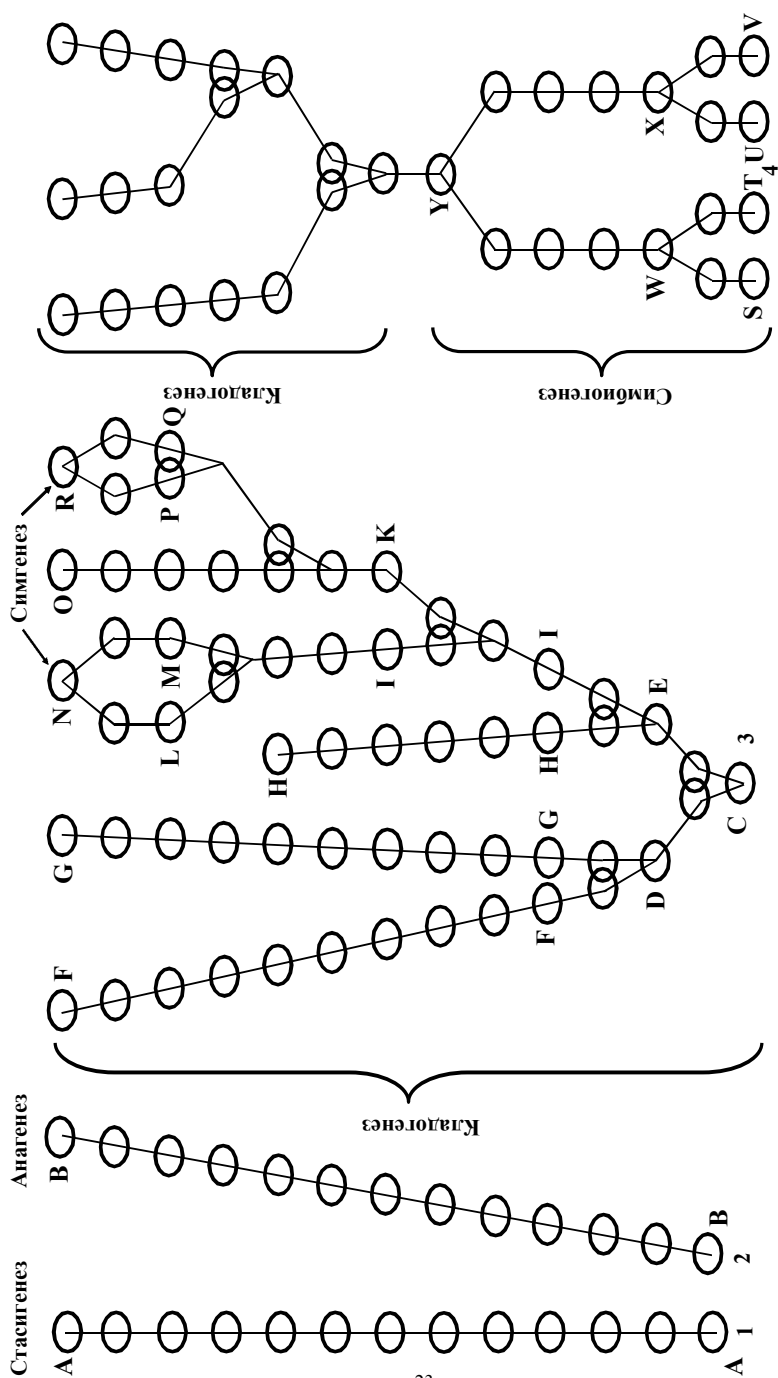


Рис. 10. Основные формы видообразования: 1 - стабильность вида, отсутствие видообразования; 2 - анагенез (прогрессивное развитие, не связанное с разделением на боковые ветви); 3 - кладогенез (дивергенция исходного вида на два вследствие расхождения популяций); 4 - симблогенез (видообразование вследствие объединения геномов или их частей у двух или более таксономически отдалённых организмов)

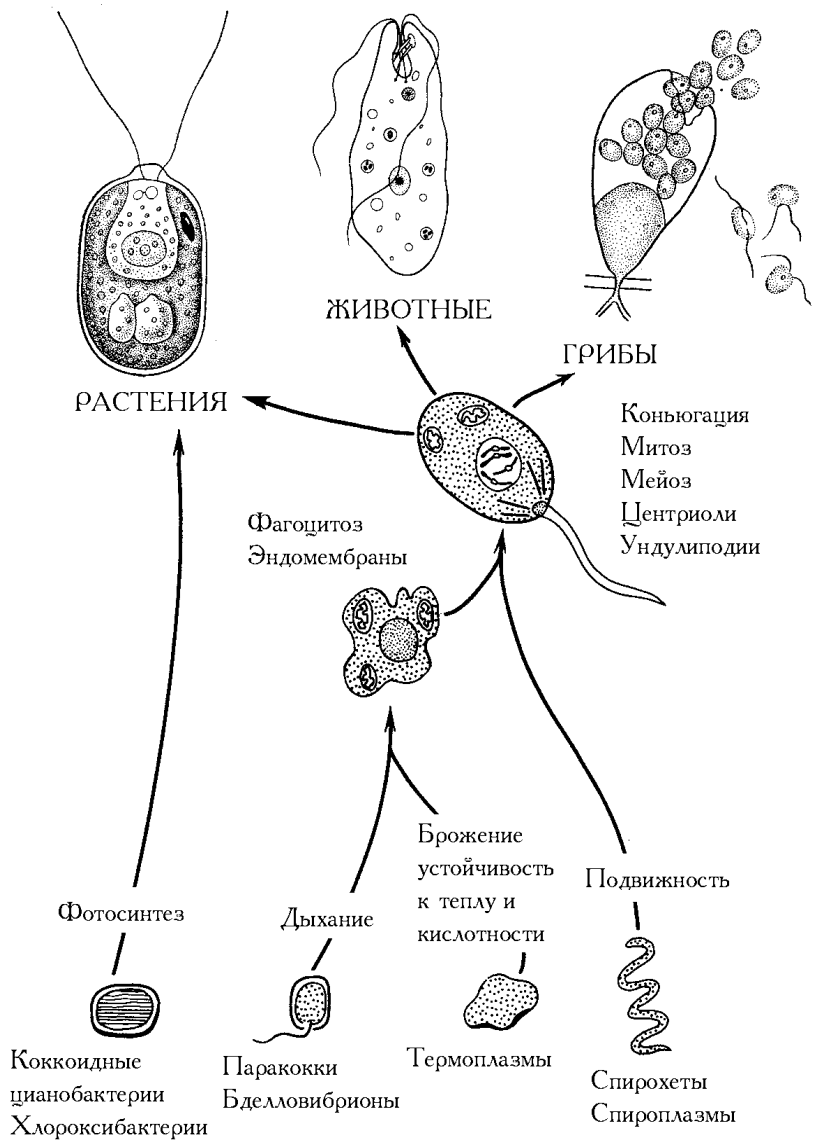


Рис. 11. Схема происхождения эукариотической клетки путем симбиогенеза.

Таким образом, симбиогенез у низших эукариот происходит не в боковых ветвях, как у высших, а в основании стволов эволюционных деревьев. Он объединяет геномы не близкородственных, слабо дивергировавших видов, а представителей разных отделов и царств и даёт начало не новым видам, а новым эволюционным линиям, развивающимся далее путём кладогенеза.

В литературе по систематике высших растений фактически нет единого, всеми принятого подразделения этой группы на отделы и классы. Часто можно встретить деление высших растений на Мохообразные, Папоротникообразные, Голосеменные и Покрытосеменные. Известный систематик Б.М. Козо-Полянский (1965), выдвинувший немало оригинальных идей в области филогении растений, также придерживался этой классификации на отделы, не смотря на то, что филогенетические группы споровых растений уже давно обоснованы как самостоятельные таксономические единицы в ранге отделов - Плаунообразные (*Lycopodiophyta*), Хвощеобразные (*Equisetophyta*) и Папоротникообразные (*Polypodiophyta*). Но в этой системе обращают на себя внимание положение двух таксонов (рис. 12): Антоцеротовидные (*Anthocerotopsida*) берут начало непосредственно от Риниофитов (*Rhyniophyta*, устаревшее название - *Psilophytosida*) и не являются Мохообразными, как их считает современная систематика; Сальвиниевые (*Salvinianae*), относимые к папоротникам, он поставил в класс Хвощевидные (*Equisetopsida*, устаревшее название - *Sphaenopsida*) по признакам членистости стебля, мутовчатому расположению листьев и отсутствию улиткообразного почкосложения. В качестве сомнительного положения в системе отмечены такие таксоны, как Ужовниковые (*Ophioglossales*) и Псилотовые (*Psilotinae*). Вопрос о происхождении покрытосеменных также остаётся открытым.

В современной систематике (Жизнь растений, 1978) высшим растениям придаётся ранг подцарства (*Embryobionta*), включающего 9 отделов: Риниофиты (*Rhyniophyta*), Зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*), Мохообразные, или Бриофиты (*Bryophyta*), Плаунообразные, или Ликоподиофиты (*Lycopodiophyta*), Псилотофиты (*Psilotophyta*), Хвощеобразные, или Эквизетофиты (*Equisetophyta*), Папоротникообразные, или Полиподиофиты (*Polypodiophyta*), Голосеменные, или Пинофиты (*Pinophyta*) и Покрытосеменные, или Магнолиофиты (*Magnoliophyta*) (рис. 13). В этом подразделении явно завышены ранги отделов Зостерофиллообразных и Псилотообразных. Первые являются родственными Плаунообразным и по основным признакам древнейших плаунов от них ничем не отличаются, кроме скученного расположения спорангиев в верхней части, что может быть объяснено их образом жизни, когда основная часть тела растения погружена в илестую почву или находится под слоем воды, а спорангии выносятся в воздушную среду. Вторые являются прямыми потомками Риниеобразных с кажущимся боковым положением синангиев, как у Ярравии (*Yarravia*).

Наиболее подробная система филогенетических связей крупных таксонов высших растений с привязкой к геохронологической шкале разработана известным палеоботаником С.В. Мейеном (1984). В этой системе (рис. 14) высшие растения представлены двумя эволюционными линиями. Это “микрофилльная” линия, берущая начало от Зостерофиллофитовых (*Zosterophyllales*), давших начало всем другим Плаунообразным (*Lycopodiophyta*), и “макрофилльная” линия, исходным таксоном которой являются Риниевые (*Rhyniales*), давшие начало Тримерофитовым (*Trimerophytales*), которые в свою очередь разделились

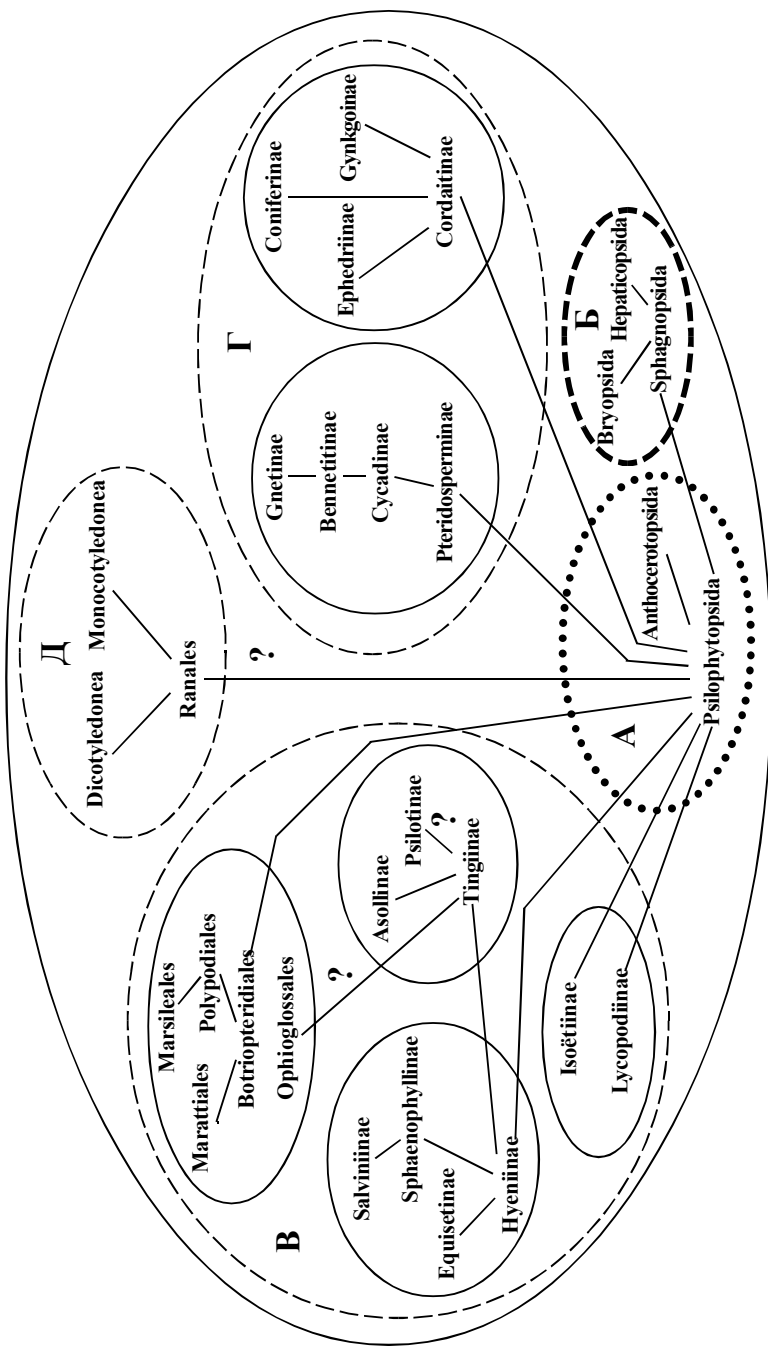


Рис 12. Филогенетические связи высших растений по Б.М. Козо-Полянскому. А - Риннофиты; Б - Моховидные; В - Папоротниковидные Г - Голосеменные; Д - Покрытосеменные

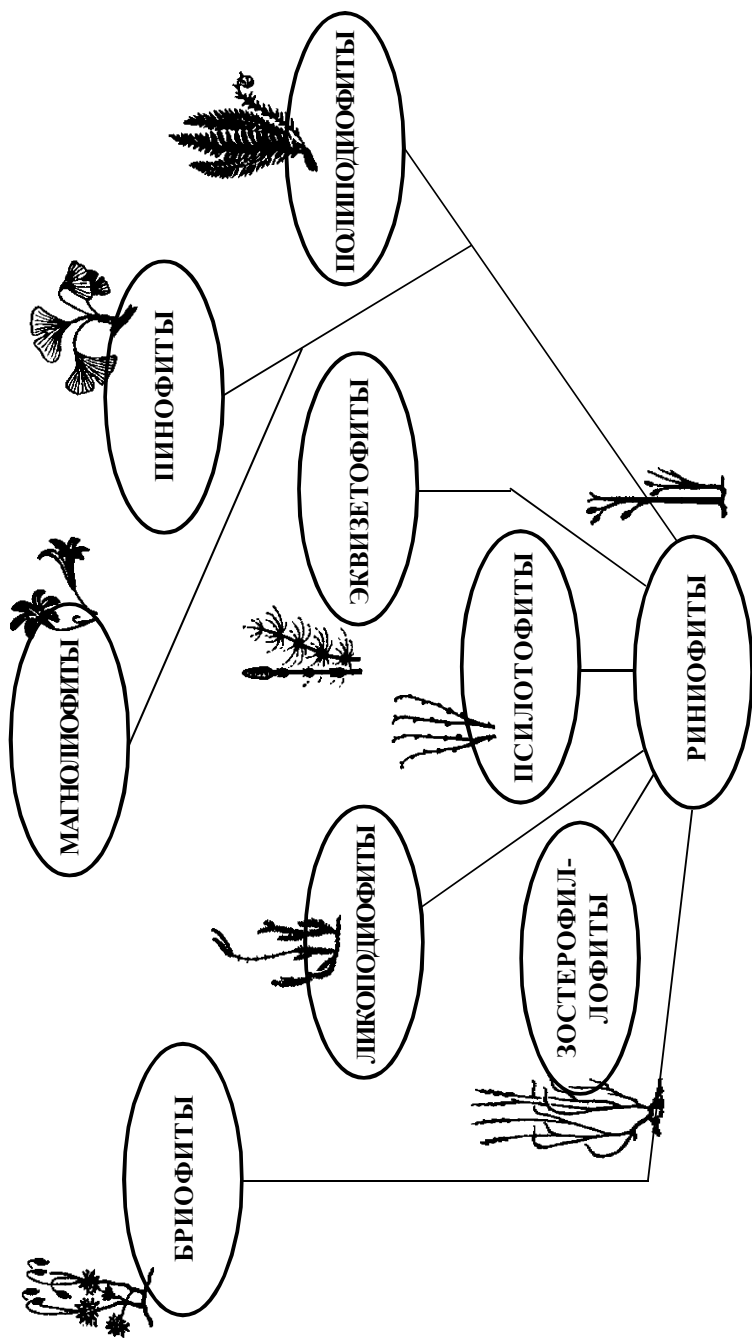


Рис. 13. Филогенетические связи высших растений (Жизнь растений, 1978).

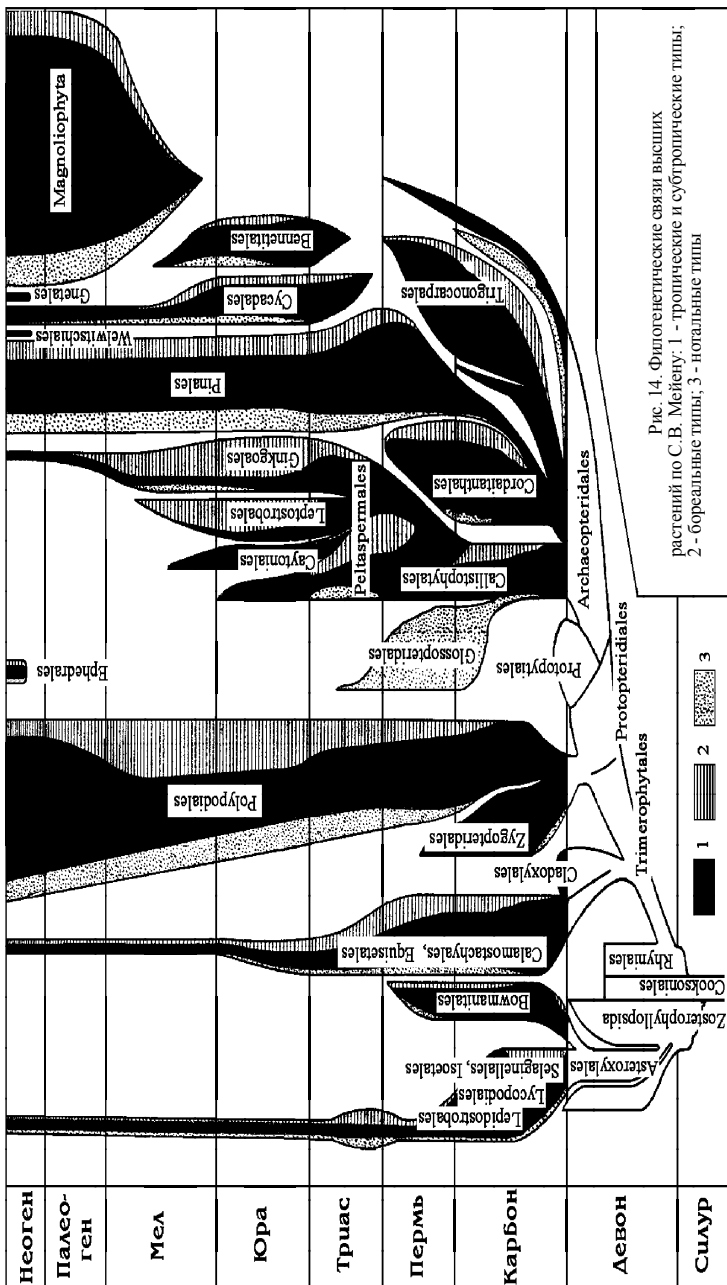


Рис. 14. Филогенетические связи высших растений по С. В. Мейеру: 1 - тропические и субтропические типы; 2 - бореальные типы; 3 - нотальные типы

на хвощёвую и папоротниковую линии. Наибольшее развитие получила папоротниковая линия, включавшая в себя представителей многочисленных порядков не только разнospоровых, но и голосеменных растений. С неопределённым положением в системе, хотя и близко к папоротниковой линии, остаются такие таксоны, как Саговниковые (*Cycadales*), Беннетитовые (*Bennetitales*), Эфедровые (*Ephedrales*), Гнетовые (*Gnetales*), а также весь отдел покрытосеменных растений (*Magnoliophyta*).

МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Разделы систематики имеют свои объекты и предметы исследования. Предметом исследования таксономии является сама система растений, объектами исследования являются таксоны как единицы иерархической подчинённости. Предметом исследования филогении является познание процесса реальной эволюции растений, построение филемы растительного царства. Объектами исследования являются виды и расы (дифференциальная, или микросистематика), рода, семейства, порядки, классы и отделы (интегральная, или макросистематика).

Систематика растений, как биологическая наука, руководствуется в своём исследовании двумя основными принципами - историческим и экологическим. Многими систематиками вид понимается как пространственно выраженное явление, определяемое временными рамками. То есть вид - этап эволюции. Такими же этапами эволюции являются любые таксоны рангом выше вида. Познание таксонов в историческом развитии является непременным условием построения любых систем растений. С другой стороны, каждый вид имеет свой ареал и существует в определённых условиях окружающей среды, то есть его эволюция определяется совокупностью внешних воздействий.

Основными методами исследования систематики являются следующие:

Метод типологического анализа изучаемых объектов.

В типологическом анализе таксоны характеризуются определёнными признаками, причём часть признаков являются существенными, составляющими сущность данного таксона. Другая часть признаков для типизации таксона значения не имеет. Например, существенными признаками рода *Rosa* являются: строение листа, особый тип гипантия, формирующий ложный плод цинародий. Несущественными признаками рода *Rosa* являются: форма гипантия, его окраска, расположение чашелистиков при плодах, окраска венчика, степень покрытия шипами стебля, характер шипов, наличие или отсутствие железистых образований, количество листочков листа и др. Каждый из этих несущественных для рода признаков может, в свою очередь, являться существенным для типизации видов этого рода и деления его на секции. С другой стороны, существенными признаками семейства *Rosaceae* будут являться общая организация вегетативных органов, цветка и плода. Также определённый набор существенных признаков характеризует порядок *Rosales*, класс *Magnoliopsida*, отдел *Magnoliophyta*.

Метод образного синтеза (синтез образных представлений об объекте).

Это метод перевода сущности объекта как совокупности каких-то познаваемых отдельно (хотя и типифицированных) признаков, существенных для данного объекта, в образ, где эта сущность - уже

обобщение - образ (идея), план организации (Камелин, 2004). При этом создаётся общее впечатление о таксоне (образное представление), его габитуальная оценка. К примеру, создание образного представления об объекте "Эфедра" предполагает наличие у него родственных отношений с отделом *Equisetophyta*.

Метод исторической реконструкции.

Основан на корреляции морфологических и экологических признаков современных групп родственных растений с палеоботаническими данными и на этой базе построения моделей (облика) предковых или промежуточных форм. Этот метод основан в большинстве случаев на ограниченном материале и не всегда применим к большинству современных таксонов, особенно высоко продвинутых покрытосеменных растений. Тем не менее, палеоботаники по отпечаткам листьев, фрагментам побегов, стоматографическим данным соотносят ископаемые виды с современными семействами, иногда даже родами. Применяя этот метод, можно сделать обобщение, является ли некая общность признаков свидетельством родства. На этом методе основано создание многих эволюционных теорий, таких, как эуантовая (стробиллярная) теория происхождения цветка покрытосеменных растений от ископаемых Беннетитовидных, имевших обоопольный стробил (Н. Арбер и Дж. Паркин, 1907); псевдантовая теория происхождения цветка от раздельнопольных оболочкосеменных растений (Р. Ветштейн, 1903); теломная теория происхождения вегетативных и генеративных органов высших растений (В. Циммерман, 1965) и др.

Метод морфолого-эколого-географического анализа.

Применим к реально существующим в природе таксонам - видам. При помощи этого метода проводится анализ ареала вида, выяснение географического распространения внутривидовых морфологических изменений и особенности экологии вида в разных участках ареала. То есть выделяются и анализируются географические расы, и в случае их достаточно полной географической, экологической (включая физиологическую) и морфологической обособленности делается вывод об их принадлежности к новому виду.

Метод флорогенетического анализа и синтеза

На основе палеоботанического и флорогенетического анализа флор крупных регионов земного шара даётся оценка возраста и направления эволюции крупных филумов растений, прежде всего Покрытосеменных, развивавшихся в течение длительного времени. Флористическое районирование, основанное на представлении о генезисе флоры, может служить отправной точкой для оценки возраста расхождения близких видов или групп видов.

Для решения своих задач систематика растений привлекает информацию, полученную частными ботаническими науками. Эта информация классифицируется следующим образом:

1. Сравнительно-морфологическая информация.

Является основной информацией, дающей представление о строении растений, чертах его сходства и различия с другими растениями. Все системы растений в целом, и особенно высших растений, строились на внешне-морфологических признаках, и не только искусственные и естественные системы, но и филогенетические. Морфология растений является высоко теоретизированной областью ботанических знаний, особенно эволюционная морфология, дающая представление об эволюции различных вегетативных и генеративных структур растений в определённых линиях развития (макрофильной, микрофильной, афильной), а также представление об адаптивной эволюции на основании

анализа приспособительных признаков (различных метаморфозов, афилии, мелколистности, подушкообразной формы роста, опушенности у ксерофитов, редукции проводящей системы у вторичноводных растений и др.) и принадлежности к определённым биоморфам. Роль морфологических признаков неодинакова, есть признаки адаптивные и неадаптивные. Колючка не может служить показателем родства, так же как и семанка с летучкой, подушковидная форма роста, плавающий лист и т.д. Всё это адаптивные признаки, сходный ответ разных видов на воздействие среды. Решающее значение при установлении родства имеют неадаптивные признаки, которые подтверждают вероятность родства.

К началу XX века сложилось представление о так называемых примитивных морфологических признаках, служащих показателем древнего происхождения, и продвинутых, являющихся показателем более высокой организации. Стали создаваться кодексы примитивности и на их основе строиться системы, преимущественно покрытосеменных растений. Часть этих признаков следующая:

- Анемофилия. Ветроопыляемые виды с невзрачным околоцветником или без него примитивны, стоят в системе ниже, чем насекомоопыляемые;
- Цветок со спиральным расположением частей, напоминающий стробил (семейства Магнолиевые, Лютиковые и др.) признак низкой организации и раннего возникновения;
- Неопределённое количество органов в цветке - показатель древности;
- Раздельнолепестный околоцветник и свободные плодолистики завязи - признак примитивного строения. Срастание частей околоцветника и плодолистиков - явление более позднее;
- Верхняя завязь, не сросшаяся с цветоложем - древний признак;
- Правильный околоцветник примитивнее неправильного и т.д.

Все таксоны, обладающие этими примитивными признаками, ставятся в основание системы. И это действительно имеет место, но при одном условии: если покрытосеменные произошли монофилетически от Беннетитовидных. Если же принять точку зрения, что цветок - это адаптивный признак и не является показателем родства, а все цветковые растения - сборная группа, имеющая несколько самостоятельных, независимых линий развития, берущих начало от разных неродственных групп голосеменных растений, то подобный кодекс примитивности применим лишь к одному из филумов цветковых, а для других филумов (например, для так называемых Серёжкоцветных) нужен свой кодекс примитивности, где этим признакам даётся совершенно другая оценка.

Таким образом, сравнительно-морфологическая информация оценивается разными исследователями по-разному. Но она остаётся основой как для практической, так и для теоретической систематики.

2. Анатомическая информация.

Внутреннее строение тканей и органов стало использоваться для целей систематики по мере развития микроскопической техники. Для выяснения родственных отношений большое значение имеет информация об анатомическом строении корней, стеблей, черешков листьев, древесины, плодов, семян. В установлении родства также используются данные нодальной анатомии, изучающей сосудистые связи - типы вхождения проводящих пучков листа в проводящую систему стебля. В ряде случаев анатомические данные имеют первостепенное значение. Например, в семействе Зонтичных (*Apiaceae*) важными признаками, указывающими на родственные отношения, являются анатомическое строение мерикарпиев, а именно: тип эндосперма, расположение механических тканей и эфирноносных каналов в околоплоднике. В историческом плане на основе анатомических данных о первичном строении стебля (в том

числе и ископаемых растений) создана стеллярная теория (Ф. ван Тигем, 1886), отражающая эволюцию проводящих цилиндров в связи с эволюцией таксонов. Так же, как и морфологические данные, анатомические могут служить показателем примитивности или продвинутости таксонов. Например, трахеиды свойственны низшим таксонам семенных растений, сосуды - высшим. Однако этот показатель не абсолютный и имеется ряд исключений. Так у Эфедровых и Гнетовых (голосеменные) - сосуды, а у многих семейств покрытосеменных, причём достаточно продвинутых (Амариллисовые, Рдестовые и др.) - трахеиды.

3. Палинологическая информация.

Поставляет данные о строении спор высших растений, главным образом микроспор голосеменных и покрытосеменных (пыльца). Каждое пыльцевое зерно характеризуется большим количеством признаков, мало изменчивых в пределах таксона. Для систематики большое значение имеют такие данные, как общая форма споры, форма, число и расположение апертур (борозд, пор), общий характер поверхности, тонкая структура спородермы (в частности, экзины). Признаки строения пыльцы считаются более консервативными, чем признаки макроморфологические, а потому более ценными для филогении. Оболочка спор хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, что позволяет наблюдать ряд изменений в её строении в историческом плане и даже делать выводы о времени и месте возникновения отдельных групп покрытосеменных растений. Так, например, установлено, что наиболее древние покрытосеменные имели пыльцу, близкую к пыльце *Juglans regia* (Орех грецкий) и территориально были приурочены к области древнего южного материка - Гондваны (в настоящее время к атлантическому побережью Африки и Южной Америки). Пыльца типа Магнолиевых появляется позже. Но палинологическая информация во многих случаях не является абсолютной для установления родства, поскольку во многих не родственных группах цветковых растений наблюдаются параллельные ряды развития как формы апертурных типов общего строения пыльцевых зёрен, так и скульптуры экзины. С другой стороны, некоторые семейства имеют разные типы пыльцы, например, семейство Маковые - все типы. Структура спор мохообразных, хвощей, плаунов и папоротников менее разнообразна, чем пыльца семенных растений, но эти данные также используются в систематике ряда групп (большая часть Папоротниковидных).

4. Сравнительно-эмбриологическая информация.

Эмбриональные структуры и процессы их развития являются важным источником информации в основном для макросистематики. Эмбриологические исследования проводятся большей частью у семенных растений, особенно покрытосеменных. Эмбриологические признаки весьма многочисленны, помимо количественных и качественных характеристик эмбриональных структур, они включают и процессы их развития: типы тапетума и формы его реорганизации, типы и образование семязачатков, нуцеллуса, зародышевого мешка, типы формирования стенки микроспорангия, типы формирования тетрад микроспор, археспория, типы мегаспорогенеза, типы оплодотворения, слияния гамет, эмбриогенеза, эндоспермогенеза, типы апомиксиса и др. Многие из этих процессов оцениваются с точки зрения примитивности или продвинутости, но уже относительно положения таксона в системе растений, то есть присутствия их у примитивных или продвинутых таксонов. Например, халазогамия (проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок через халазу) считается более примитивной по сравнению с порогамией (проникновение пыльцевой трубки через

микрופиле), поскольку обнаружена у примитивных таксонов покрытосеменных растений (Казуариновые, Ореховые, Берёзовые и др.).

5. Палеоботаническая информация.

Является основой для познания вымерших групп растений, единственным прямым источником информации об истории растительного мира, который может быть использован для целей филогении растений. Если бы всё, что когда-то росло, сохранилось, мы бы имели возможность воссоздания полной истории развития растений (и животных). Но, к сожалению, найдена лишь ничтожная часть ископаемых растений, остатки которых сохранились лишь потому, что попали в подходящие условия, то есть палеоботаническая летопись не полна по многочисленным объективным причинам. Многие ископаемые таксоны известны лишь по отдельным органам, фрагментам побегов, отпечаткам листьев, очень редко растения сохраняются целиком. В этом отношении особенно показательны Риниофиты. Например, у *Rhynia major* достаточно хорошо изучены не только внешний вид, но и анатомическое строение стебля, устьичный аппарат, всасывающие структуры, спорангии. Известно даже, какого цвета были споры - жёлто-оранжевые. Также полностью восстановлены Лепидодендроны, Кордаиты, Беннеттиты и многие другие группы растений. О других мы можем судить лишь по генеративным органам (например, Кейтониевые и другие примитивные голосеменные растения).

6. Биохимическая информация.

Биохимические признаки растений не менее разнообразны, чем морфологические. В растениях содержатся вторичные продукты фотосинтеза - сотни низкомолекулярных и высокомолекулярных (белков в различных молекулярных формах) соединений, а также нуклеиновые кислоты, варьирующие по нуклеотидному составу и их последовательностей в молекуле. Эти биохимические признаки во многих случаях видоспецифичны и могут быть использованы для целей систематики. Вторичные продукты фотосинтеза обычно подразделяются на три крупных класса соединений: свободные аминокислоты и производные аминокислот (амины, цианогенные соединения и алкалоиды), терпеноиды, фенольные соединения. У растений известно более 5000 алкалоидов и намного больше терпеноидов и фенольных соединений. Эта биохимическая информация может быть использована для характеристики таксонов разного ранга - от видов до классов и отделов растений. Однако химические признаки отличаются рядом особенностей: одни и те же соединения могут быть обнаружены у совершенно неродственных видов, а близкородственные виды, наоборот, могут резко отличаться по биохимическому составу; одно и то же соединение у разных растений, относящихся даже к разным семействам, может быть результатом разных химических реакций.

Поэтому для понимания значения того или иного химического признака необходимо знать место того или иного метаболита в общей схеме биосинтеза, в связи с чем применение этой информации для коррекции систем является ограниченным. Тем не менее, эта информация используется, в том числе и при диагнозе растений. Например, при определении родов Злаковых наряду с морфологическими диагностическими признаками, указывается такой признак, как запах кумарина (*Anthoxanthum*).

7. Цитологическая (генетическая) информация.

Для одноклеточных организмов цитологическая информация является основой для характеристики таксонов и филогенетических построений. В отношении многоклеточных организмов эта информация может быть

использована на видовом уровне. Здесь особое значение имеет исследование ядра, а именно установление диплоидного набора хромосом, дающее большое число признаков, важных для систематики. Это такие признаки, как количество хромосом в гаплоидном и диплоидном поколениях, внешняя морфология хромосом, наличие спутничных хромосом и форма спутников, структура хромосом (распределение хроматина, поведение хромосом в мейозе, фрагментация хромосом) и т.д. Хромосомные наборы отражают ряд специфических процессов эволюции - гибридизацию между видами, обособление рас при кратном или некратном увеличении числа хромосом и др. Особенно велико значение этих признаков при работе с видами и родами. Существует даже особый раздел систематики - кариосистематика, как важная составляющая ещё более обширного направления систематики - экспериментальной систематики, или биосистематики. Имеющаяся обширная информация о диплоидном наборе хромосом растений всё же недостаточна для применения в полном объёме, поскольку охватывает примерно четверть известных видов сосудистых растений. К тому же она была получена в разное время, с применением разных методик, и во многих случаях разными авторами для одного и того же вида приводится разное число хромосом диплоидного набора. С другой стороны, многие виды существуют в природе в разных цитотипах, причём не только кратно увеличенных (диплоидные и тетраплоидные цитотипы), но и некратно. Поэтому кариологические данные ограничено используются для построения систем семейств и родов, для понимания эволюционной природы видов, разнообразия типов природных рас, и они совершенно неприменимы для целей макросистематики, поскольку кариотипы могут быть установлены только у современных растений, и общей теории преобразования кариотипов у растений не существует.

8. Генотипическая информация.

С развитием детального исследования нуклеиновых кислот растений появилась возможность дать сравнительную характеристику их родства по признакам сходства генотипов и уяснить положение разных таксонов в общей филеме растительного мира. В настоящее время геносистематика является бурно развивающимся направлением науки, исследующим ДНК и РНК растений (и животных), поставляющим большое число пока ещё не упорядоченных фактов, касающихся преобразований генотипа, и на этой основе строящим собственные системы. Проблемы использования этой информации заключаются в далеко не полном охвате существующих видов и сложной методике исследования. Кроме того, геносистематика имеет дело не с растительными объектами в целом, а лишь с отдельными признаками или группами признаков, и общей теории, объясняющей изменение признаков, пока нет.

При филогенетических построениях проводится сравнение нуклеотидных последовательностей ДНК организмов. Но этот процесс трудоёмкий и дорогой, поэтому определяют последовательности не всей ДНК, а лишь отдельных генов, по которым ведётся сравнение организмов. Обычно сравнивают гены рибосомальной ДНК и гены, кодирующие белки.

Использование этой информации позволило, например, уточнить происхождение Оомицетов. Предполагалось, что эти грибы – ветвь одной из групп разножгутиковых водорослей, утратившей хлоропласты. Однако построение молекулярных деревьев показало, что группа Оомицетов отделилась от предкового ствола значительно раньше начала его дивергенции на современные классы гетероконтных водорослей.

Генотипическая информация имеет ограничения, поскольку опасно

осуществлять филогенетические построения на основании сравнения одного гена. Молекулярные признаки, как и другие признаки, могут быть подвержены конвергентной или параллельной эволюции. При сравнении только рибосомальных генов из поля зрения выпадают гены и признаки, влияющие на морфологию и метаболизм. Поэтому привлекают дополнительные данные о других генах (например, генах синтеза белка) и фенотипах. Сравнивая результаты, осуществляют поиск конгруэнтности (согласованности). Её отсутствие свидетельствует о необходимости привлечения дополнительных данных.

Кроме вышеперечисленного, систематика растений использует и другую информацию: гибридологическую (выводы о родстве делаются на основе возможности или невозможности скрещивания и получения плодового потомства), паразитологическую (близкородственные виды поражаются одними и теми же паразитическими грибами и насекомыми-фитофагами), иммунологическую (способность организма животных вырабатывать видоспецифические антитела на вводимые белки растительного происхождения) и др.

СИСТЕМА ВЗГЛЯДОВ, ПРИНЯТЫХ В НАСТОЯЩЕМ ИЗДАНИИ

Основной задачей современной систематики является построение истинно филогенетической системы живых организмов, в частности, растений. Исходя из вышесказанного, становится ясным, что эта цель ещё далека от завершения. Во многих филогенетических системах в большей или меньшей степени имеются элементы искусственности, и положение многих таксонов является спорным. Каждый исследователь придерживается своей системы взглядов, производя те или иные филогенетические построения, исходя из своих представлений на реконструкцию эволюционных событий в течение всей истории развития органического мира. Эти взгляды находят отражение не только в специальной литературе, посвящённой эволюции и филогении растений, но и в структуре построения и последовательности изложения материала в учебниках и учебных пособиях по систематике растений, большинство из которых являются оригинальными. Эти учебники следующие: Буш Н.А. "Общий курс ботаники. Морфология и систематика растений", 1924; Кузнецов Н.И. "Введение в систематику цветковых растений", 1936; Козо-Полянский Б.М. "Курс систематики высших растений", 1965; Шестаковский С.А. "Систематика высших растений", 1971; Комарницкий Н.А. и др. "Ботаника. Систематика растений", 1975; Еленевский А.Г. и др. "Ботаника высших, или наземных растений", 2000; Корчагина И.А. "Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники", 2001; Белякова Г.А. и др. «Ботаника. Водоросли и грибы» (Т.1-2), 2006; «Ботаника. Курс альгологии и микологии»/Под редакцией Ю.Т. Дьякова, 2007; 1. Тимонин А.К., Филин В.Р. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: в 2 кн. Книга 1., 2009; Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: в 2 кн. Книга 2. и другие.

С появлением новых методических приёмов с использованием данных генетического анализа произошли кардинальные изменения в системе низших растений. В оригинальном учебнике Г.А. Беляковой, Ю.Т. Дьякова и К.Л. Тарасова «Водоросли и грибы» (2006) материал изложен не в традиционной форме по эколого-трофическим свойствам (отдельно водоросли и отдельно нефотосинтезирующие организмы – грибы и миксомицеты), а по филогенетическим связям между ними,

установленных при помощи этого приёма.

Основой в построении филогенетических систем является отношение исследователя к спорным вопросам эволюции и макротаксономии, а именно: деление живых организмов на царства; деление царства растений на подцарства; уровни организации растений; положение спорных таксонов в системе высших растений; полифилия или монофилия; искусственность или естественность таксонов "Голосеменные" и "Покрытосеменные"; деление покрытосеменных на "Двудольные" и "Однодольные"; общая система растений; система высших растений; система покрытосеменных и др. Ниже предлагается авторское видение этих проблем.

1. Деление живых организмов на царства

В современной системе живых организмов весь органический мир принято делить на 4 царства: Прокариоты (*Procariota*), Растения (*Plantae*, или *Vegetabilia*), Грибы (*Fungi*), Животные (*Animalia*) (рис. 15). В таком подразделении есть элементы искусственной системы, поскольку Прокариоты как таковые таксоном не являются, это уровень эволюционной организации живых существ, и среди них есть группы, давшие начало животным и грибам с одной стороны, и растениям - с другой. В некоторых системах выделяется ещё царство Протисты (*Protista*) - одноклеточные эукариотические организмы. Это совершенно искусственная систематическая единица, поскольку виды, представленные одной клеткой, есть среди растений, грибов и животных и по этому признаку (одноклеточность) не могут являться родственными.

В настоящее время систематика доядерных организмов до конца не разработана, что объясняется незначительным количеством морфологических и цитологических признаков, а также трудностями в изучении филогенеза этих живых существ. Тем не менее, среди них можно выделить три группы, связанных с разными эукариотами на более высоких уровнях организации биоты:

1. Цианобактерии (сине-зелёные водоросли) - обособленная группа прокариотических организмов, главным отличительным признаком которых является способность к фотосинтезу с выделением в качестве побочного продукта кислорода (O_2). Это автотрофные организмы.

2. Эубактерии - гетеротрофные организмы с неветвящимися клетками и прочными клеточными стенками. Многие виды имеют органоиды движения - жгутики.

3. Актиномицеты - гетеротрофные организмы, имеющие ветвящиеся клетки, являющиеся мицелием, который может быть септированным или несептированным.

Эти три группы организмов могли дать начало растениям, животным и грибам. Следовательно, прокариоты не являются таксоном, а самым низким уровнем организации биоты. Говоря о начальных или исходных типах, имеются в виду не современные представители прокариот, а древнейшие вымершие формы, обладавшие признаками цианобактерий, эубактерий и актиномицетов. Следует также оговориться, что на прокариотическом уровне находятся не только перечисленные группы организмов, но связь их с каким-либо из перечисленных царств не прослеживается.

Существует и другое подразделение живых организмов на таксоны высшей категории, основанное на данных геносистематики. В таком подразделении организмы, традиционно рассматриваемые среди низших растений, выводят за рамки водорослей в узком понимании этих терминов и включаются в состав большого числа самостоятельно эволюционирующих групп (империй, царств), включая грибы и

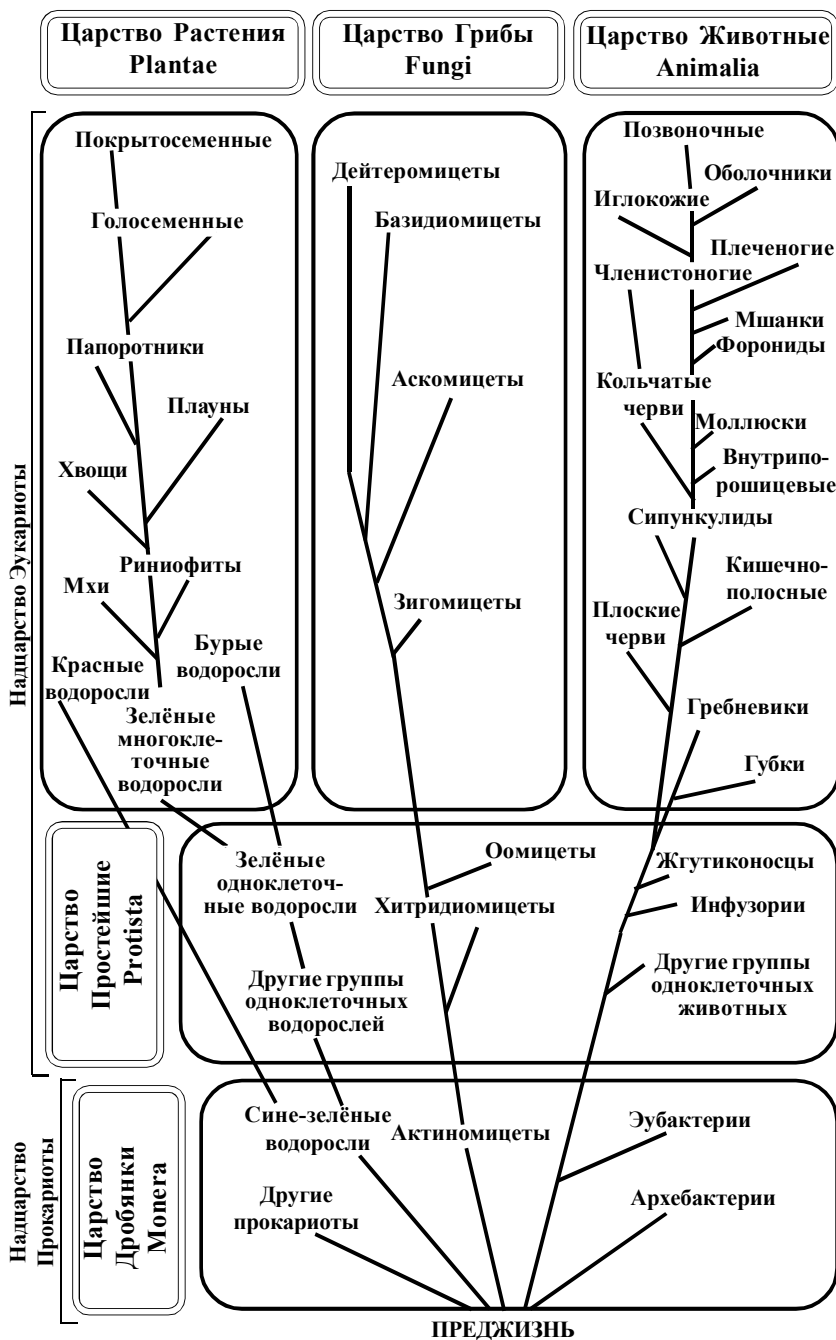


Рис. 15. Традиционное деление органического мира на царства

ИМПЕРИЯ	ЦАРСТВО	ОТДЕЛ	Трофическая группа
1.Eubacteria	1.Gracilicutes	1. Cyanophyta	Водоросли
2.Excavates	2.Euglenobiontes	2.Euglenophyta	Водоросли
		3.Acrasiomycota	Миксомицеты
3.Rhizaria	3.Cercozoa	4.Chlorarachnophyta	Водоросли
		5. Plasmodiophoromycota	Миксомицеты
4.Uniconters	4.Mycota	6.Cytridionmycota	Грибы
		7.Zygomycota	Грибы
		8.Ascomycota	Грибы
		9.Basidiomycota	Грибы
	5. Myxomycetae	10.Myxogasteromycota	Миксомицеты
		11.Dictyosteliomycota	Миксомицеты
5.Chromalveolates	6.Straminopilae	12.Labirintomycota	Миксомицеты
		13.Oomycota	Грибы
		14.Ochrophyta	Водоросли
		7.Haptophytes	15.Prymnesiophyta
	8.Cryptophytes	16.Cryptophyta	Водоросли
	9.Alveolates	17.Dinophyta	Водоросли
		18.Apicomplexa	Водоросли
		10.Glaucophyta	19.Glaucocystophyta
	6.Plantae	11.Rhodophytes	20.Cyanidiophyta
12.Viridiplantae		21.Rhodophyta	Водоросли
		22.Chlorophyta	Водоросли
		23.Charophyta	Водоросли

животные, причём у разных исследователей понимание объёмов империй (надцарств) и царств разное. Пример такого подразделения для низших растений приведён в таблице. Из таблицы видно, что водоросли и грибы в широком смысле этого термина – понятия не филогенетические, ибо различные таксоны водорослей и грибов могут находиться в разных филумах и одни и те же филумы могут объединять разные эколого-трофические группы организмов – растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы. Более наглядно такое подразделение приведено на схеме филогении эукариот, построенной в результате синтеза многих филогенетических деревьев (рис.16). Здесь выделено 5 империй, внутри которых существует подразделение на царства, отделы, классы. Таксоны, объединяющие фотосинтезирующие организмы, заключены в тёмные прямоугольники, грибы – в белые.

О недостатках применения генетической информации для построения филогенетических систем упоминалось выше. Нами принимается объём царства Растения в рамках трофической группы, исходя из чего растениями следует считать живые организмы, обладающие способностью к фотосинтезу, в котором донором водорода является вода (H₂O) и побочным продуктом является кислород (O₂). То есть, на уровне царства объединяющим признаком родства является автотрофность, определяемая типом фотосинтеза. Весь органический мир следует делить на три царства: Растения (*Plantae, Vegetabilia*), берущие начало от цианобактерий; Животные (*Animalia*), берущие начало от эубактерий; Грибы (*Fungi*), связанные в своём возникновении с актиномицетами (рис. 17).

2. Деление царства растений на подцарства

Во многих системах царство растений делится на два подцарства - Высшие растения (*Embryobionta*) и Низшие растения (*Thallobionta*), а сине-зелёные водоросли растениями не считаются, поскольку являются

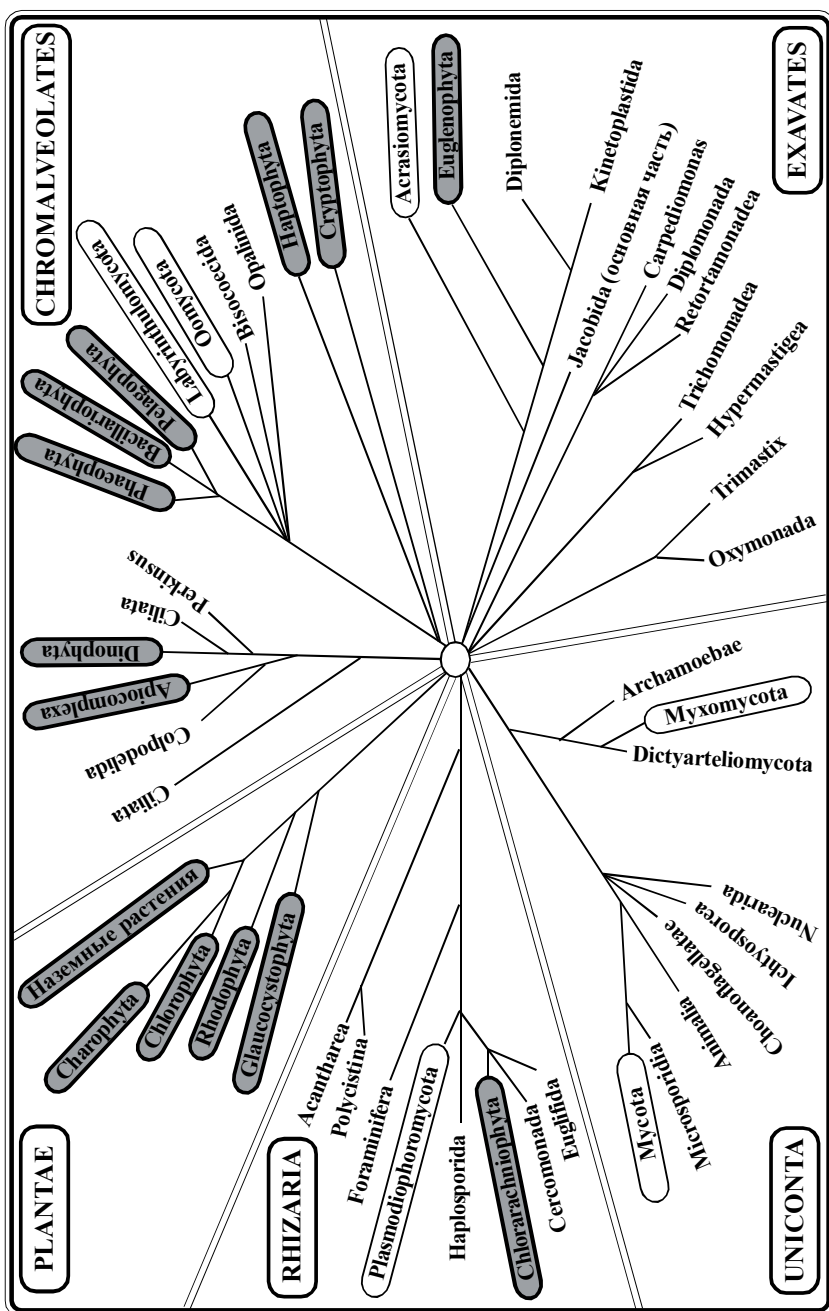


Рис. 16. Филогенетические связи эукариотических организмов по данным геносистематики

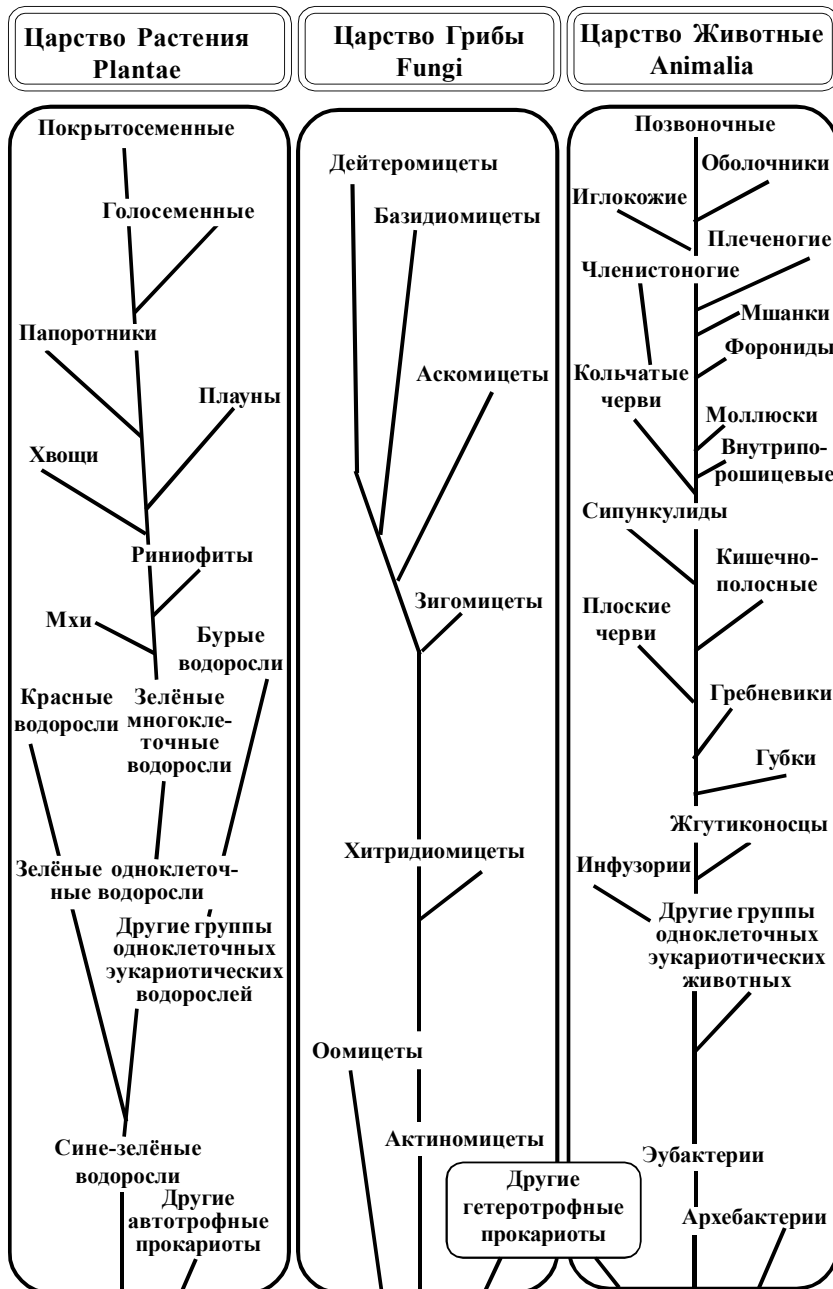


Рис. 17. Филогенетическое деление органического мира на царства

доядерными организмами. На самом деле эти подцарства носят искусственный характер и являются сборными группами, объединяющими филогенетически неродственные таксоны, находящиеся на разных эволюционных уровнях развития. Они отличаются сложностью строения тела и отношением к возможности регулировать обмен воды с окружающей средой. Низшие растения являются пойкилогидрическими (не способными регулировать обмен между внутренней средой и внешней) и высшие растения - гомойогидрические (способные осуществлять такой обмен). Сложные адаптивные структуры (всасывающие, проводящие, механические, покровные ткани, многоклеточные гаметаангии) возникли у высших растений в связи с выходом на сушу, но эти анатомические и морфологические изменения шли параллельно в разных эволюционных линиях и не являются показателем родства.

Низшие растения - прокариотические и эукариотические организмы, среди последних можно выделить три эволюционные линии по типу второго хлорофилла, дополнительным пигментам, продуктам запаса, наличию или отсутствию и типу жгутиков:

1. Красные растения (*Rhodoplantae*, или *Rhodobionta*), содержащие хлорофиллы *a* и *d*, дополнительные пигменты фикоциан и фикоэритрин, не имеющие жгутиков, откладывающие запасные питательные вещества - хлоридозид и багрянковый крахмал;

2. Бурые растения (*Phaeoplantae*, или *Phaeobionta*) - содержащие хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные пигменты - фукоксантин, лютеин и некоторые другие, жгутики обычно гетероморфные, гетероконтные и латеральные, запасные вещества - ламинарин, хризоламинарин, редко крахмал;

3. Зелёные растения (*Chloroplantae*, или *Chlorobionta*) - содержат хлорофиллы *a* и *b*, дополнительные пигменты α - и β -каротин и некоторые другие, жгутики обычно изоморфные, изоконтные и терминальные, запасное вещество - крахмал, реже парамилон.

Филогенетические связи низших растений приведены на рисунке 18. Из этой схемы видно, что низшие эукариотические растения образуют три независимые эволюционные линии. Четвёртую линию образуют прокариотические растения, к которым наиболее близки Красные водоросли. Продолжением эволюционной линии зелёных водорослей являются высшие растения, обладающие таким же набором пигментов, строением фотосинтезирующих органоидов, запасными питательными веществами и т.д. То есть высшие растения и зелёные водоросли образуют одну филогенетическую группу, получившую в эволюционном плане наибольшее развитие, связанное с выходом на сушу и формированием сложно устроенных тканевых организмов.

Деление всех растений на низшие и высшие не относится к числу таксономических категорий, а отображает уровни организации. Для таксона "подцарство" объединяющими признаками, служащими показателем родства, являются внешнее и внутренне строение клетки и происходящие в ней физиологические процессы. Схема филогенетических отношений подцарств растений приведена на рисунке 19.

3. Уровни организации растений

Растительный мир в своём эволюционном развитии прошёл ряд ступеней, которые явились крупными ароморфозами, позволявшими при их возникновении занимать новые экологические ниши и дававшими преимущества вновь появившимся организмам в борьбе за существование. Основными ароморфозами растительного мира являются

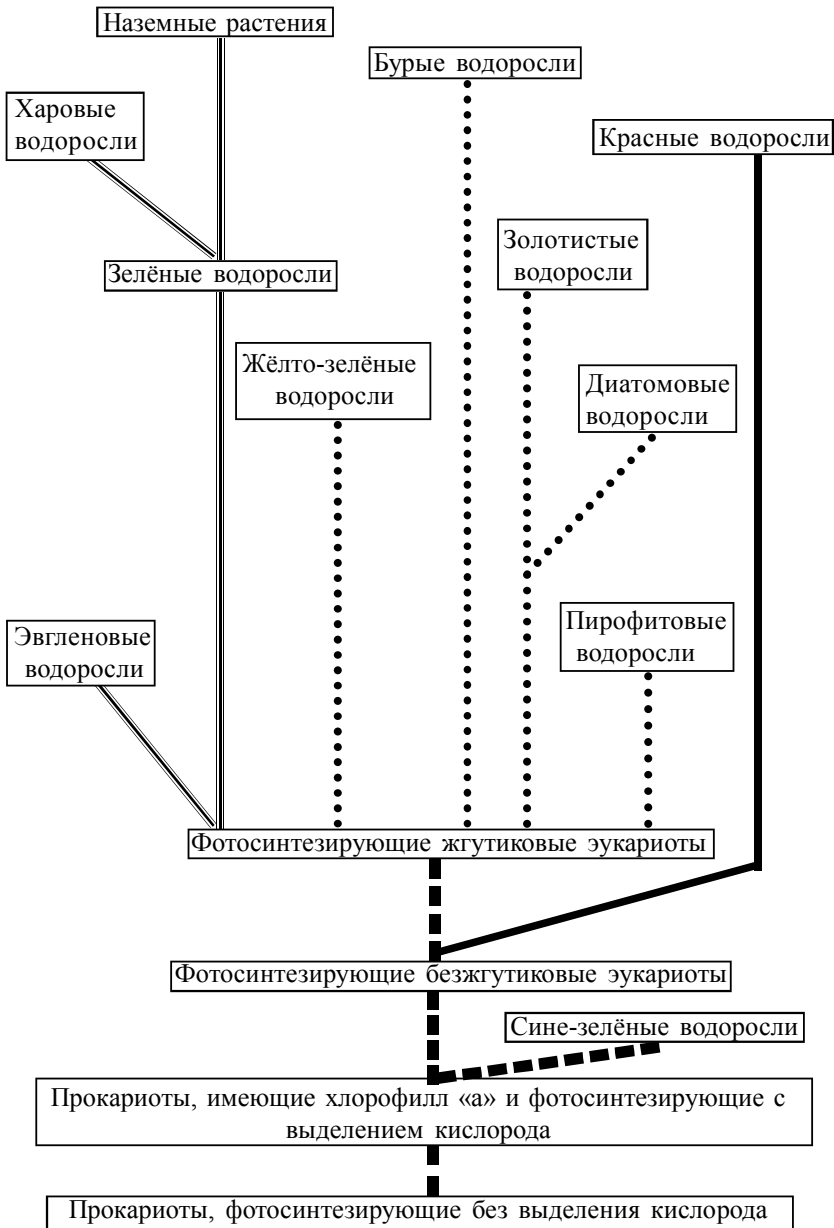


Рис. 18. Схема происхождения и эволюционных связей водорослей (по «Жизни растений», Т.3, 1977)

следующие: появление фотосинтеза с использованием в качестве донора водорода воды, образование эукариотической клетки, появление полового процесса, появление многоклеточности, дифференциация таллома на ткани, возникновение цикла развития, возникновение гетероморфного цикла развития, выход на сушу, возникновение адаптивных структур к сухопутным условиям обитания, возникновение органов, разносторовость, образование семени, покрытосемянность. В настоящее время автотрофные организмы, населяющие земной шар, имеют разную степень сложности строения своего тела и различные типы внутренних физиологических процессов, т.е. их можно классифицировать по степени сложности этого устройства на уровни организации.

1. Прокариотический. Растительные организмы представлены клетками, лишёнными оформленного ядра. Фотосинтезирующими органоидами являются не образующие групп тилакоиды, заполненные хлорофиллом, с добавочными пигментами на поверхности в виде гранул. На этом уровне наряду с примитивными одноклеточными и колониальными формами таллома имеются простые нитчатые формы, нитчатые формы с гетероцистами, ветвистые нитчатые формы. Половой процесс и связанный с ним цикл развития отсутствует.

2. Одноклеточный. Тело растений представлено одной клеткой, выполняющей функции всего организма. Фотосинтезирующие органоиды - хроматофоры, имеющие разные типы и сложность строения. Также по-разному организована клеточная стенка. Типы таллома - коккоидный, амёбидный, монадный, сифональный. Органы размножения имеются только у сифональных форм. Типы циклов развития - гаплонтный, диплонтный и слабо дифференцированный антитетический.

3. Многоклеточный. Растительные организмы представлены группой клеток, обычно не дифференцированных на функции, или имеются слабо дифференцированные ризоидальные клетки, выполняющие функцию прикрепления к субстрату. Типы таллома - пальмеллоидный, колониальный, нитчатый, разноритчатый, пластинчатый. Органов полового размножения нет или они слабо дифференцированы. Тип цикла развития - антитетический с изоморфной и гетероморфной сменой генераций.

4. Тканевой. Таллом дифференцирован на группы клеток, выполняющих различные функции: фотосинтезирующую, защитную, запасную, механическую, регенеративную и др. Типы талломов - псевдопаренхиматозный и тканевой. Органы полового размножения - антеридии и оогонии, иногда сложно устроенные. Тип цикла развития - антитетический с гетероморфной сменой генераций, а также гаплонтный и диплонтный типы.

5. Афильный (безлистный). Растения равноспоровые, лишённые листьев, функцию фотосинтеза выполняют стебли. Спорангии конечные, располагаются на концах дихотомически ветвящихся побегов (*Rhynia*) или спорангии кажутся боковыми, располагаются на укороченных стеблях сбоку главного стебля вследствие неравной дихотомии (*Zosterophyllum*). Проводящая система - протостель. Всасывающие органы - ризоиды, прикрепляющиеся к ризоиду - подземному дихотомически ветвящемуся стеблю, анатомически не отличающегося от надземного. Гаметофиты предположительно многолетние, дихотомически ветвящиеся, обоюполюе. Для этого уровня характерны представители отдела *Rhyniophyta* и примитивные формы представителей Плауновидных (*Gosslingia*, *Sawdonia*, *Kaulangiophyton*), а также *Psilophyton princeps*.

6. Протофильный (предлиственный). Растения равноспоровые, листья слабо дифференцированы, трёх типов:

Plantae

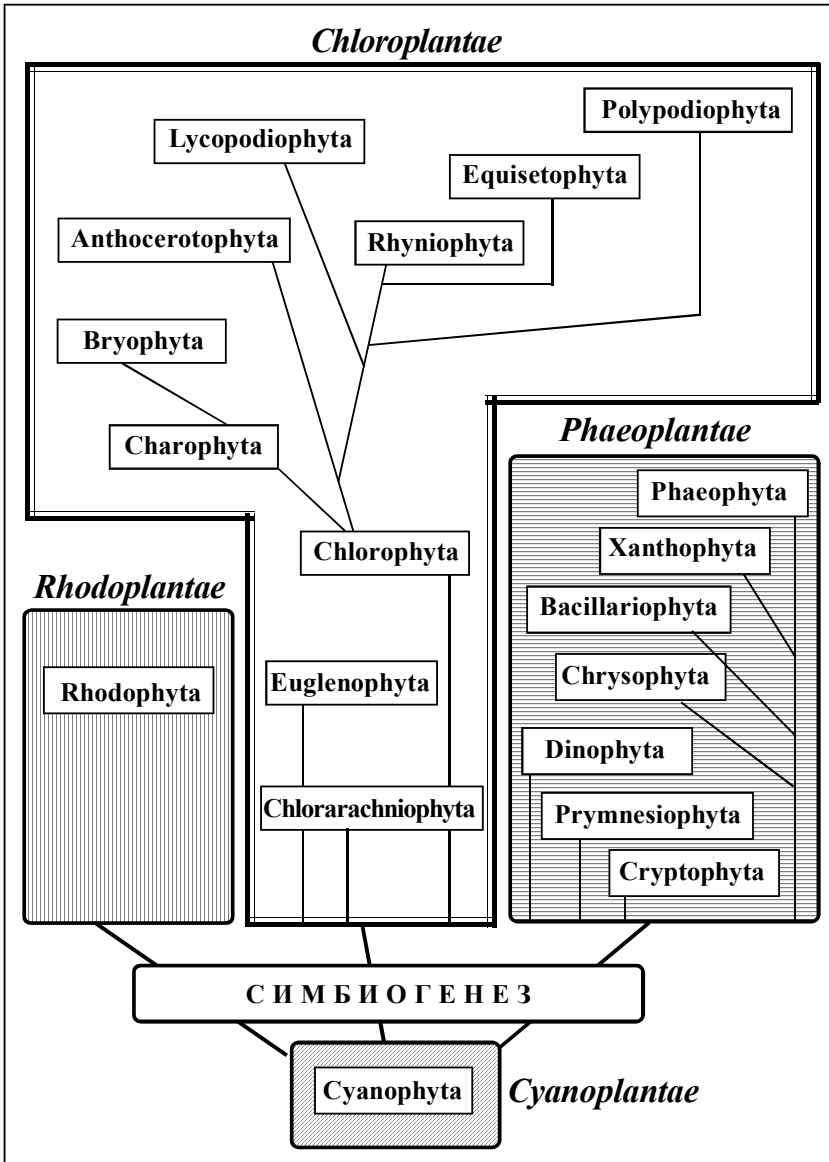


Рис. 19. Деление царства растений на подцарства (ориг.)

а. Более или менее развитые боковые выросты стебля с не доходящим до верхушки листа проводящим пучком (*Asteroxylon*), иногда дихотомически ветвящиеся (*Protolepidodendron*);

б. Дихотомически ветвящиеся мелкие плоские боковые побеги (*Huenia*);

в. Уплощённые конечные сегменты верхушечных теломов (*Protopteridium*).

Спорангии боковые, чаще связаны с листовыми структурами (спорофиллами), или верхушечные. Проводящая система - протостель, актиностель, сифоностель. Всасывающие органы - ризоиды с ризоидами. Гаметофиты многолетние, дихотомически ветвящиеся, обоеполые (*Tmesipteris*).

7. Эуфильный (настоящелистный). Растения равноспоровые. Листья хорошо дифференцированы. В микрофильной линии эволюции у представителей отдела *Lycopodiophyta* это энации - плоские боковые выросты стебля с центральной жилкой, иногда с воздушными полостями (*Lepidodendron*); у представителей отдела *Equisetophyta* - плоские боковые побеги, ветвящиеся дихотомически (*Sphaenophyllopsida*) или не ветвящиеся (*Calamitales*), у современных представителей листья редуцированы и функция фотосинтеза перешла к стеблю. В макрофильной линии эволюции листья крупные, представляют собой уплощённые стебли (вайи) (*Polypodiophyta*). Спорангии располагаются на спорофиллах поодиночке (*Lycopodiophyta*) или группами - сорусами (*Polypodiophyta*), у представителей отдела *Equisetophyta* формируются спорангиофоры - спороносные структуры, представляющие собой видоизменённые побеги, несущие спорангии. Проводящая система - плектостель, артростель, диктиостель, реже сифоностель и протостель. Появляются формы со вторичным утолщением стебля. Всасывающие структуры - корни, обычно придаточные, с корневыми волосками. Гаметофиты многолетние, массивные, не ветвящиеся дихотомически (*Lycopodiophyta*), или однолетние, плоские (*Polypodiophyta*, *Equisetophyta*), обоеполые (за исключением современных *Equisetophyta*).

8. Гетероспоровый (разноспоровый). Растения разноспоровые. Вегетативные органы характеризуются теми же признаками, что и на предыдущем уровне. Спорангии двух типов - микроспорангии, продуцирующие микроспоры, и мегаспорангии (макроспорангии), в которых формируются мегаспоры (макроспоры). Спорангии располагаются на спорофиллах, у водных форм в особых органах - спорокарпиях (*Marsilea*, *Salvinia*). Гаметофиты эндоспоровые (развиваются внутри споры), раздельнополые, мужские сильно редуцированы. На этом уровне располагаются ископаемые и современные представители отделов *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и *Polypodiophyta*.

9. Инэмбриоспермный (беззародышевомосемной). Растения разноспоровые, голосеменные. В подавляющем большинстве древесные типы, реже травянистые (*Miadesmia*). В древесине трахеиды. В мегаспорангиях формируется обычно одна мегаспора, которая образует женский гаметофит внутри спорангия. На этом уровне появляется процесс опыления (микроспора попадает на микропиле семязпочки) и половой процесс перестаёт зависеть от наличия воды во внешней среде. Семя созревает до оплодотворения, в созревшем семени зародыш не дифференцирован, хорошо развит женский гаметофит с двумя-несколькими архегониями. Мужские гаметы подвижны, имеют жгутики (сперматозоиды). Мужской гаметофит помимо вспомогательных ядер (проталлиального, вегетативного и ядра клетки-ножки) образует от двух (*Sycas*) до 16 (*Microsycas*) сперматозоидов. Пыльцевая трубка мужского

гаметофита выполняет функцию питания (гаустория). Между микропиле и верхней частью гаметофита образуется крупная полость - пыльцевая камера. Эндосперм гаплоидный. На этом уровне располагаются классы: Лигиноперисовидные (семенные папоротники) (*Lyginopteridopsida*), Саговниковидные (*Cycadopsida*), Кордаитантоидные (*Cordaitanthopsida*), Гинкговидные (*Ginkgopsida*), а также семенные представители отделов Плаунообразных (порядок *Lepidocarpaceles*) и Хвоцеобразных (порядок *Calamocarpaceles*).

10. Гимноспермный (голосеменной). Растения разноспоровые, голосеменные. Исключительно древесные и кустарниковые формы. В древесине трахеиды. Семя созревает после оплодотворения. Мужские гаметы без жгутиков (спермии), пыльцевая трубка выполняет функцию доставки гамет к яйцеклетке. Зрелый мужской гаметофит четырёхядерный (вегетативное ядро, ядро клетки-ножки и два спермия; ядра проталлиальных клеток и сами клетки дегенерируют). Женский гаметофит занимает весь объём семечки, содержит обычно два архегония с короткими шейками. Пыльцевой камеры не образуется. Эндосперм гаплоидный. Этими признаками обладают представители классов Беннетитовидные (*Bennetitopsida*) и Сосновидные (*Pinopsida*).

11. Хламидоспермный (оболочкосеменной). Растения разноспоровые, голосеменные. Жизненные формы - кустарники, древесные лианы. В проводящих пучках наравне с трахеидами имеются сосуды. Семя созревает после оплодотворения. Мужские гаметы без жгутиков (спермии), пыльцевая трубка выполняет функцию доставки гамет к яйцеклетке. Семечка покрыта дополнительным покровом - наружным интегументом, который плотно её облегает, оставляя свободной верхнюю часть. Внутренний интегумент вытягивается и образует микропилярную трубку, улавливающую микроспоры (микропиле отсутствует). Женский гаметофит образует особого типа зародышевый мешок с большим количеством ядер и лишён архегониев (кроме Эфедры). Питательная ткань эндосперма образуется в результате слияния и последующего деления разного количества ядер зародышевого мешка и является полиплоидной (разноплоидной). Наружный интегумент обычно становится сочным. На этом уровне находятся представители классов Эфедровидные (*Ephedroside*) и Гнетовидные (*Gnetopsida*).

12. Протоантофитовый (первичноцветковый). Растения разноспоровые, покрытосеменные. Ископаемые остатки многих представителей известны из меловых отложений. Древесные и травянистые формы, первичное анатомическое строение стебля - эутель и атактостель. В проводящей системе преобладают сосуды, у примитивных типов - трахеиды. Семечка с двойным интегументом, скрыта внутри завязи пестика, образованного видоизменённым листом (кондуктивный плодolistик) или двумя сросшимися листоподобными органами. Мужской гаметофит двуядерный. Женский гаметофит (зародышевый мешок) с постоянным определённым числом ядер (в подавляющем большинстве случаев содержит 7 гаплоидных и одно диплоидное ядро, но имеются и другие типы зародышевых мешков). Характерно двойное оплодотворение, в результате которого развивается зародыш и в большинстве случаев триплоидный эндосперм. По типу околоцветника делятся на две группы:

а. Однопокровные. Растения имеют мелкие, невзрачные, ветроопыляемые (реже насекомоопыляемые) цветки с простым околоцветником с круговым расположением частей, или без него. Большинство древесные формы, у многих имеет место халазогамия. Цветки собраны в серёжки или сложные дихазальные соцветия. Гинецей

паракарпный, синкарпный или лизикарпный. Плоды: коробочки, ореховидные или костянковидные. К этой группе относятся порядки: Казуариноцветные (*Casuarinales*), Ивоцветные (*Salicales*), Перечноцветные (*Piperales*), а также группа порядков, объединяемые в подкласс *Myricidae*.

б. Многоплодниковые. Растения имеют крупные, окрашенные, насекомоопыляемые (или вторично ветроопыляемые) цветки, большей частью с двойным околоцветником. Древесные и травянистые формы. Халазогамия не наблюдается. Цветки одиночные или собраны в различного рода простые соцветия, спиральные или гемициклические. Количество частей цветка неопределённо, чаще постоянное число частей имеет только околоцветник. Гинецей апокарпный, реже мономерный. Плоды - листовки, многолистовки, многоорешки, костянки, многокостянки, реже ложные плоды (яблоко, земляника). К этой группе относятся подклассы: Магнолииды (*Magnoliidae*), Ранункулиды (*Ranunculidae*), Нимфеиды (*Nymphaeidae*), некоторые порядки подкласса Розиды (*Rosidae*), а также подклассы Алисматиды (*Alismatidae*) и Триуриды (*Triurididae*).

13. Антофитовый (собственноцветковый). Растения разнospоровые, покрытосеменные. Вегетативные органы и гаметофиты характеризуются теми же признаками, что и на предыдущем уровне. Большой частью травянистые формы. Трахеиды отсутствуют. Цветки пятикруговые, с устоявшимся, определённым числом частей цветка (за некоторым исключением), кратным пяти, четырём или трём. Члены околоцветника обычно не сросшиеся, хотя имеется ряд таксонов со сростнолепестным венчиком. Насекомоопыляемые или ветроопыляемые растения. Гинецей синкарпный, лизикарпный или паракарпный. Завязь верхняя, реже нижняя. На этом уровне находятся группы порядков (надпорядки) *Cariophyllanae*, *Arecanae*, *Aridanae*, *Dilleniaceae*, *Papaveranae*, *Geraniaceae*, *Lilianae* и *Commelinanae*.

14. Эуантофитовый (настоящецветковый). Растения разнospоровые, покрытосеменные. Травянистые формы, редко деревья и кустарники. Трахеиды отсутствуют. Цветки четырёхкруговые, с постоянным числом частей. Члены околоцветника обычно сросшиеся, хотя имеется ряд таксонов со свободнoleпестным венчиком. Насекомоопыляемые или ветроопыляемые растения. Гинецей паракарпный или синкарпный. Завязь нижняя, реже верхняя. Основные группы порядков (надпорядки) этого уровня - *Lamianae*, *Asteranae*, *Cucurbitanae*, *Cornanae*, *Orchidanae* и *Cyperanae*.

4. Положение спорных таксонов в системе высших растений

а. Псилотовидные (*Psilotopsida*) являются современными потомками Риниофитов, с которыми имеют много общих признаков - лишены корней, их подземные органы представляют собой длинное разветвленное образование, покрытое многочисленными ризоидами, стебли дихотомически ветвятся, отсутствует проводящая система в тонких ризоидах, в толстых ризоидах и в стебле имеется протостель (у *Тмезиптериса* - сифоностель), устьица имеют примитивное строение - без побочных клеток (как у Ринии). Органы спороношения - синангии на коротких ножках (такие же синангии были и у некоторых видов рода *Yarravia*). Таким образом, класс *Psilotopsida* относится к отделу *Rhyniophyta*.

б. Род Горнеофитон, представленный одним видом - Горнеофитон Линье (*Horneophyton lignieri*), имеет много общих черт с Риниеобразными - дихотомическое ветвление, простое анатомическое строение, но

обладает несколькими существенными отличительными признаками: в спорангии Горнеофитона имеется колонка, над которой образуется куполообразная спороносная полость, по созревании спорангий вскрывается порой. Спорангии мало отличаются от стебля и способны к ветвлению. Ризоид клубневидный, лишенный проводящих тканей. Филогенетически относится к классу с Антоцеротовидные (*Anthocerotopsida*), вместе с которыми образует отдельную эволюционную линию, не связанную с Мохообразными.

в. Ужовниковидные (*Ophioglossopsida*), которые современная систематика относит к отделу Папоротникообразных, папоротниками не являются. У них дихотомическое ветвление наземного побега, отсутствие улиткообразного почкостроения, характерного для папоротников, подземный, многолетний, микоризный гаметофит, габитус, свойственный Риниофитам (особенно хорошо это видно на примере *Botrychium paradoxum*). Ужовниковидные (*Ophioglossopsida*) относятся к отделу Риниеобразных.

г. Подкласс Сальвиниородных (*Salviniidae*) систематически относится к отделу *Equisetophyta*, для представителей которого характерна членистость побегов, состоящих из узлов с мутовчато расположенными листьями и междоузлиями. В современных системах относится к лептоспорангиатным папоротникам, что вызывает сомнение, поскольку у них нет существенных признаков этого таксона - улиткообразного почкостроения и кольца на спорангии.

5. Искусственность таксона "Голосеменные"

Голосеменные растения появлялись среди разных филогенетических групп споровых растений. В ископаемом состоянии известны семенные плауны (Миадесмия, Лепидокарпон), семенные хвощи (Каламокарпон), семенные папоротники (Калимнатотека, Медуллоза и др.). Таким образом, появление семени - это закономерный процесс, определенный этап эволюции разноспоровых растений, который привел к установлению "семенного образа жизни", существенными признаками которого являются: гетероспория, фиксация мегаспоры в спорангии, эндоспоровое развитие гаметофита, а также закономерное распространение зародышей специализированными для этих целей мегаспорангиями. Переход от распространения зародышей мегаспорами к распространению их целыми мегаспорангиями - это и есть переход от споровых растений к семенным.

Современные и ископаемые голосеменные растения не являются таксоном, а представляют собой искусственную, сборную группу. Наличие у какого-либо таксона семени является адаптивным (приспособительным) признаком, достижением достаточно высокого уровня организации, а не показателем родства (этими показателями служит уже сама организация семени: наличие или отсутствие купулы, симметрия, несущие структуры и т.д.). По этой причине голосеменные растения имеют родственные связи с разными линиями развития споровых растений, т.е. их происхождение полифилетично.

Возможные филогенетические связи голосеменных растений приведены на рисунке 20.

6. Искусственность таксона "Покрытосеменные"

Многие исследователи считают, что *Magnoliophyta* полифилетичны и не стоит искать некоего общего предка для всех цветковых растений, потому что разные их группы берут начало от различных предковых форм. С этой точки зрения *Magnoliophyta* не является таксоном,

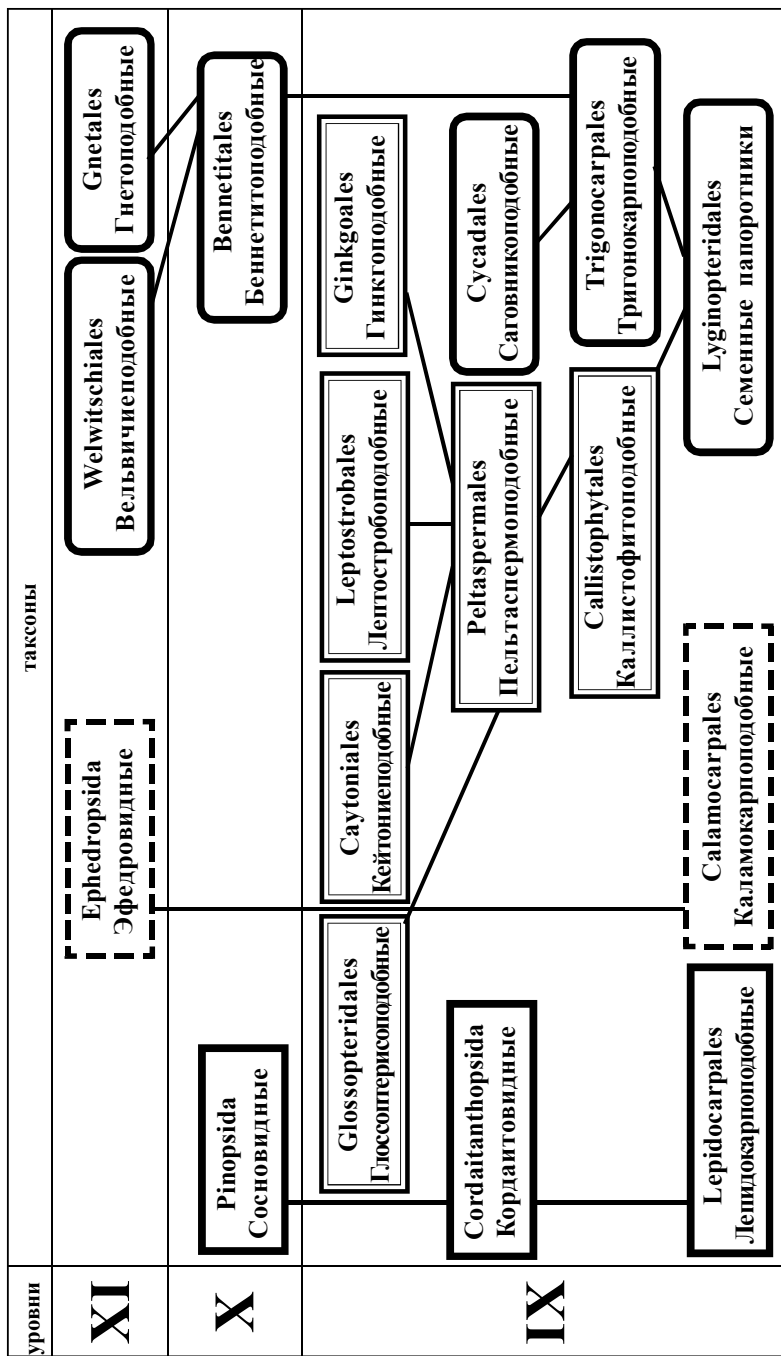


Рис. 20 Схема филогенетических отношений голосеменных растений (ориг.)

поскольку таксон филогенетической системы не может иметь полифилетическую природу и если признать, что разные группы цветковых произошли от разных предков, то следует разбить покрытосеменные на столько таксонов равного ранга, сколько было предковых форм и эволюционных ветвей, приведших к формированию не только современных, но и вымерших групп, поскольку раннемеловые *Magnoliophyta* принадлежали к вымершим порядкам и семействам. Согласно теории ангиоспермизации В.А. Красиловой (1977) характерные признаки цветковых растений независимо развивались в нескольких линиях мезозойских голосеменных.

Строение пестика древнейших покрытосеменных свидетельствует о том, что он мог формироваться и по другому пути, отличному от кондупликатного. Многие ископаемые растения и современные представители подклассов *Hamamelididae* и *Salicidae* имеют паракарпный гинецей, образованный двумя плодолистиками, как, например, у видов рода Ива и Тополь. Исходной структурой для образования подобного пестика могли быть семяпочки типа Кордаитантовидных. Срастание парных кроющих семяпочку чешуй могло привести к образованию простейшего гинецея с центральным семезачатком. Количество семяпочек в процессе дальнейшей эволюции могло увеличиваться. Если принять такую схему образования пестика, то соцветие Ивы предстаёт как видоизменённый стробил, на оси которого в пазухах кроющих чешуй в замкнутых купулах располагаются семяпочки. Верхние несросшиеся части образующих купулу чешуй превращаются в воспринимающую пыльцу структуру - рыльце.

Ангиоспермизация является крупнейшим ароморфозом в эволюции высших растений, таким же закономерным, как и другие ранее осуществившиеся ароморфозы - гетероспориация (появление разноспоровых таксонов) и гимноспермизация (появление голосеменных таксонов), которые происходили независимо в разных линиях развития высших растений. Переход с одного эволюционного уровня на другой является закономерным процессом, свойственным любой обособленной таксономической группе, поэтому представление о едином предке покрытосеменных лишено оснований.

Покрытосемянность - это признак, характеризующий не таксон, а только определенный уровень организации репродуктивных структур.

7. Деление покрытосеменных на "Двудольные" и "Однодольные"

Искусственность деления покрытосеменных на классы двудольных и однодольных обоснована Н.И. Кузнецовым (1936). При характеристике этих классов нельзя найти ни одного признака, свойственного только одному из них. Основной признак, разделяющий эти два класса - строение зародыша - непостоянен, у многих двудольных имеется одна семядоля (виды семейств Нимфейные, Барбарисовые, Лютиковые, Маковые, Перечные, Зонтичные, Первоцветные и др.). В зародыше многих однодольных две семядоли, но они или срастаются в одну, или одна из семядолей метаморфозируется в первый лист, или вторая семядоля сохраняется в редуцированном виде. Кроме того, встречается растения с 3-4 семядолями (Дегенерия) и вообще без них (семейства Орхидные, Грушанковые). С филогенетической точки зрения присутствие одной или двух семядолей в зародыше не имеет никакого значения, и деление всех покрытосеменных на два класса по этому признаку искусственно. Также непостоянны и другие признаки, разделяющие два класса - строение цветка, анатомия стебля, жилкование, корневая система.

Деление покрытосеменных на однодольные и двудольные отвечает

лишь практическим, чисто классификационным целям, но не удовлетворяет целям филогенетической систематики.

8. Система покрытосеменных

Среди цветковых растений существует по меньшей мере 5 древних групп, имеющих одновозрастное происхождение, их ископаемые остатки относятся к меловому периоду (кроме *Piperidae* и *Casuarinidae*, которые в ископаемом состоянии неизвестны). Морфологически эти группы очень разные и друг другу не родственны. В них имеются представители с более или менее высокой или низкой организацией и в пределах крупных групп можно проследить постепенное морфологическое усложнение структур и установить родственные отношения между этими внутригрупповыми таксонами. Всё это даёт основание предполагать их независимое происхождение от таксономически неродственных голосеменных растений. Покрытосеменные возникли полифилетически и не являются таксономом, а сборной группой, объединённых общим адаптивным признаком - покрытосемянностью. Наиболее вероятные филогенетические отношения покрытосеменных растений приведены на рисунке 21. Самую многочисленную группу составляют подклассы класса *Magnoliopsida* (Магнолиовидных) - *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Nymphaeidae*, *Alismatidae*, *Triurididae*, *Rosidae*, имеющие на первом уровне одноимённые группы порядков (надпорядки), на втором уровне производные группы порядков (надпорядки), являющиеся более высокоорганизованными пятикруговыми таксонами: *Dilleniaceae*, *Papaveraceae*, *Geraniaceae*, *Liliaceae*, *Commelinaceae*. На самую высокую ступень эволюционной лестницы поднялись таксоны с четырёхкруговым цветком - надпорядки *Lamiales*, *Asteriales*, *Cucurbitales*, *Celastrales*, *Cornales*, *Orchidales*, *Cyperales*.

Вторую группу составляют порядки однопокровных, объединённых в класс *Myricopsida*, содержащих на первом уровне группу порядков *Myricaceae*, с которой филогенетически связаны на втором уровне более высокоорганизованные пятикруговые *Caryophyllales*.

Третью группу образуют порядки однопокровных, объединённых в класс *Piperopsida*, имеющие филогенетические связи на втором уровне с группами порядков *Arecaceae* и *Aridaceae*.

Обособленно стоят в основании системы классы *Salicopsida* и *Casuarinopsida*, образующие четвёртую и пятую группы, также относящиеся к однопокровным, не имеющие родственных таксонов на вышележащих уровнях.

9. Система высших растений

Система высших растений строится на представлении о том, что эволюция в разных линиях споровых растений шла независимо друг от друга и такие структуры, как спорангии и гаметангии возникали также независимо. То есть крупные ароморфозы касались всех эволюционирующих групп растений (речь идёт о сосудистых растениях): изначальная равноспоровость переходила в разноспоровость, затем возникала голосемянность и, наконец, покрытосемянность. Однако сложившиеся современные представления о таксономии высших растений не соответствуют предложенной схеме развития эволюционных событий. Когда речь идёт о трёх наиболее развитых эволюционных линиях споровых растений - плауновой, хвощовой и папоротниковой, - ни у кого не возникает сомнений, что это самостоятельные линии развития и в каждой из них переход от равноспоровости к разноспоровости происходил независимо и закономерно. Также независимо в этих трёх

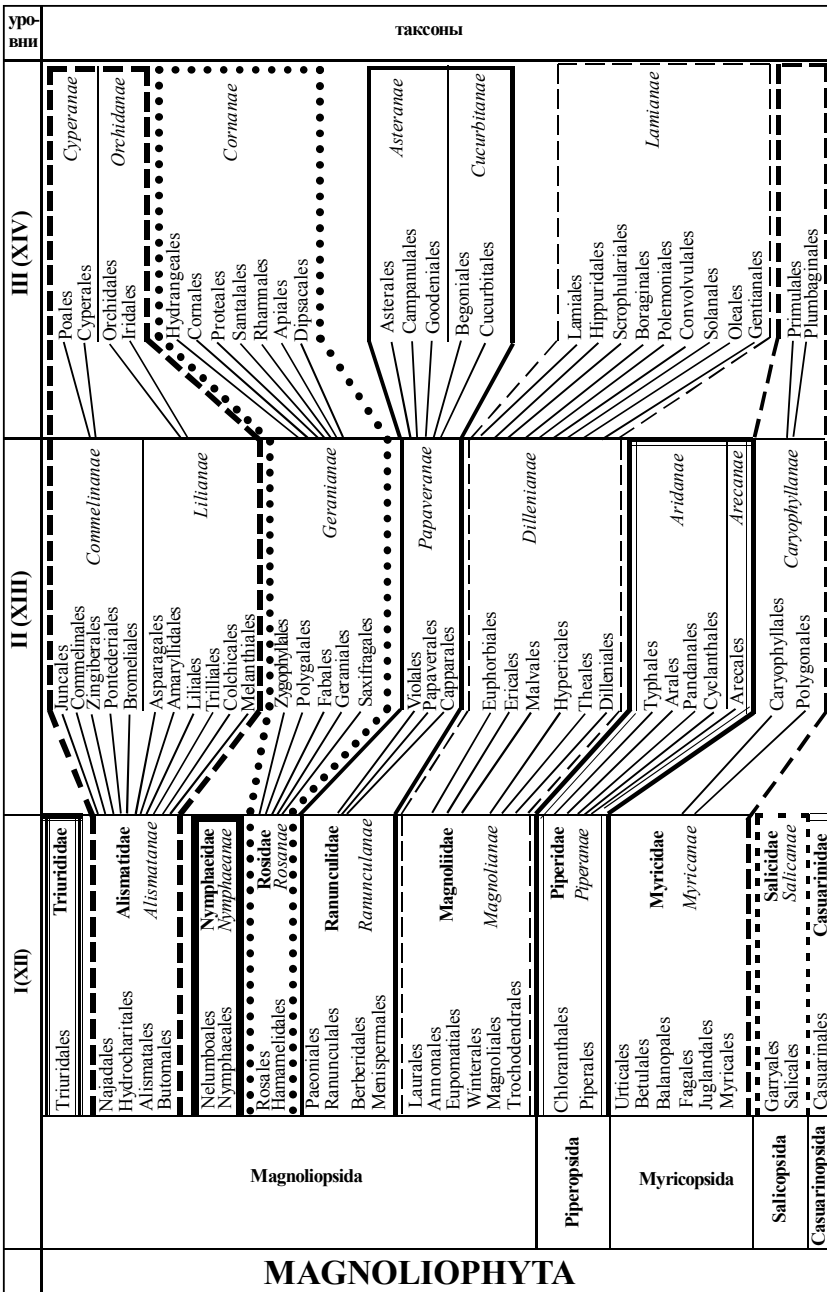


Рис. 21. Система покрытосеменных растений (ориг.). Основные порядки

эволюционных линиях возникли семенные растения, сначала беззародышевые, затем более совершенные. Но современная систематика объединяет все голосеменные растения в один отдел - *Pinophyta*, тем самым делая их таксоном, не имеющим родства. То есть в данном случае за таксон принимается адаптивный уровень организации высших растений. То же самое касается и покрытосеменных.

Эти противоречия устраняются признанием полифилетического происхождения высших растений, среди которых выделяются шесть эволюционных линий (рис. 22):

Первая линия - папоротниковая - берёт начало от Тримерофитоподобных и является собственно макрофильной линией эволюции. В этой линии наблюдаются различные типы гимноспермизации у разных таксонов ранга порядка, имеется наибольшее разнообразие примитивных беззародышевых растений. Это самая продвинутая эволюционная линия высших растений, на верхних ступенях которой располагаются высокоорганизованные таксоны покрытосеменных растений, представители класса Магнолиовидные (*Magnoliopsida*).

Вторая линия - плауновая - берёт начало от Зостерофиллоподобных и является собственно микрофильной линией эволюции. Здесь известно значительно меньшее число беззародышевых растений. По мере эволюционного усложнения вегетативных и генеративных органов микрофильность переходит в макрофильность. Уже разноспоровые лепидодендроны имеют крупные листья, а у Кордаитановидных они вполне покрытосеменного типа. С этой линией филогенетически связаны Сосновидные, сохранившие относительную микрофильность и стробилоподобную организацию спороносных структур. Что же касается таксонов покрытосеменных растений, то наиболее вероятные связи с этой линией имеют Ивовидные (*Salicopsida*), соцветия которых можно представить как видоизменённые стробилы Кордаитановидных, в которых пестик образовался путём срастания двух кроющих чешуй семязачатка. Классы Перечновидные (*Piperopsida*) и Гамамелисовидные (*Hamamelodopsida*) связаны с этой линией предположительно.

Третья линия - хвощовая - является микрофильной, но в отличие от плауновой здесь лист имеет теломное происхождение и у современных таксонов вообще редуцируется. Из семенных растений в ископаемом состоянии известны лишь представители порядка *Calamocarpaceae*, с которым гипотетически связаны Эфедровидные (*Ephedropsida*) и Казуариновидные (*Casuarinopsida*).

Четвёртая линия - риниофитовая - является афильной линией эволюции, все представители которой (ископаемые и современные) являются равноспоровыми растениями. Имеющиеся у некоторых представителей "листья" (*Tmesipteris*) есть ни что иное, как филлокладии, располагающиеся сбоку из-за неравной дихотомии. То же касается и единственного "листа" Ужовниковидных, который у некоторых представителей слабо развит или отсутствует совсем (*Botrychium paradoxum*).

Пятая линия - антоцеротовая - близка к афильной линии, но по ряду признаков (строение спорофита, способ образования архегония) может быть выделена в самостоятельное эволюционное направление, имеющее с одной стороны отношение к Мохообразным, с другой - к Риниеобразным, а именно, к Горнеофитоподобным. Положение Горнеофита среди Риниевидных не совсем ясно, поскольку в его спорангиях имеется колонка такого типа, как у Антоцероса, а нижняя часть подобна стопе Мохообразных. Возможно *Horneophyton lignieri* -

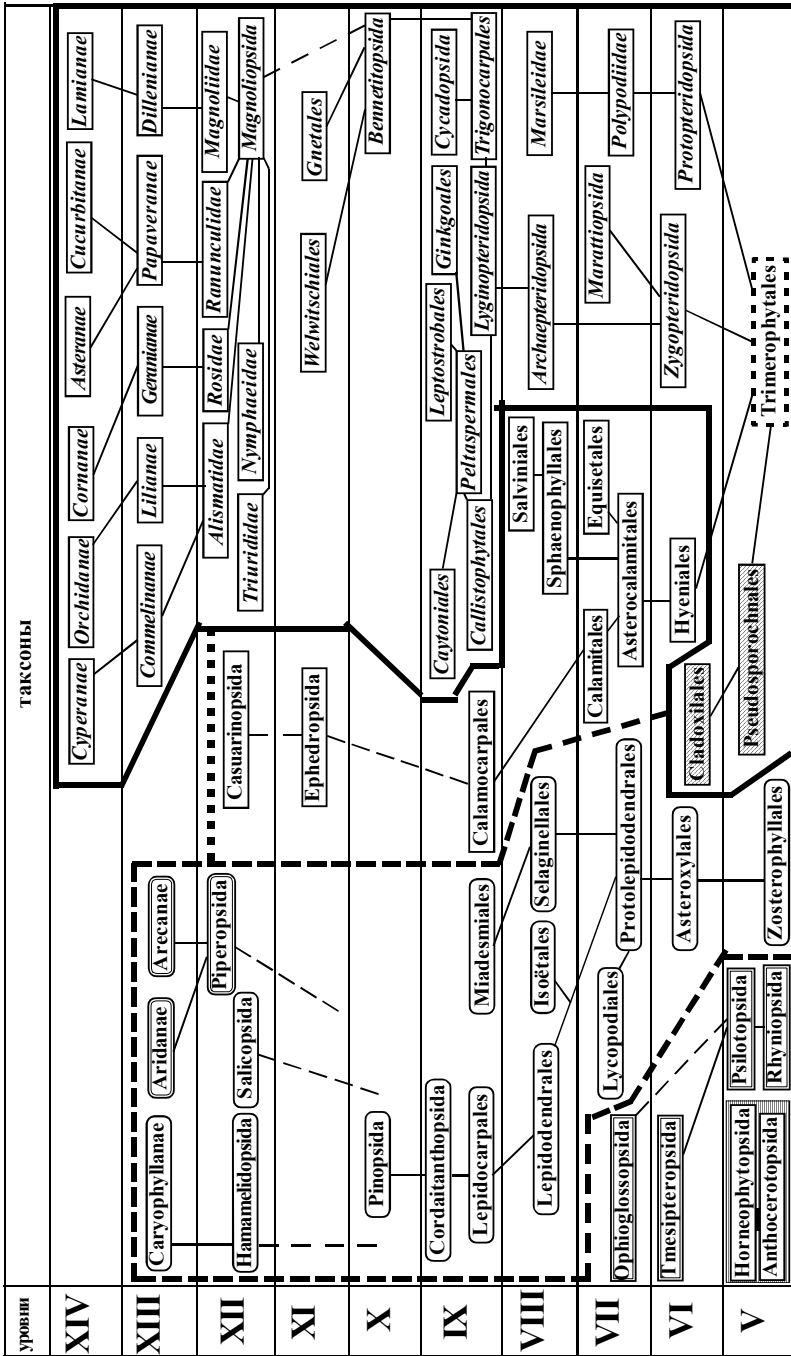


Рис. 22. Схема филогенетических отношений высших растений (ориг.)

представитель особой линии эволюции высших растений, близкой к Антоцеротовидным, утратившим способность к дихотомическому ветвлению спорофита.

Шестая линия - бриофитовая - (на схеме не показана) представляет собой обособленное эволюционное направление с преобладанием в цикле развития гаметофита.

При таком толковании филогенетических отношений высших растений каждая эволюционная линия является таксоном в ранге отдела.

10. Система растений

В построение системы растений заложены следующие принципы:

1. Наивысшая таксономическая категория растений (*Plantae*) объединяет организмы, имеющие хлорофилл *a* и способные к фотосинтезу, в котором донором ионов водорода является вода.

2. Деление всех живых организмов на две группы по типу строения клетки (прокариотические и эукариотические) является отражением уровня их организации, а не показателем родства.

3. Эукариотические растения по типу второго хлорофилла, дополнительным пигментам, продуктам запаса, наличию или отсутствию и типу жгутиков делятся на три подцарства: Красные растения (*Rhodoplantae*), Бурые растения (*Phaeoplantae*) и Зелёные растения (*Chloroplantae*). Корни такого подразделения уходят на прокариотический уровень, на переходную ступень эволюции, когда формировались эукариотические клетки путём различных комбинаций симбиогенеза.

4. Деление всех растений на низшие и высшие не относится к числу таксономических категорий, а отображает уровни организации.

5. Для упорядочения и единообразия номенклатуры при построении системы растений следует отказаться от принятого в альгологии окончания обозначения таксонов ранга класса *-ophyceae* и применять для названия классов водорослей окончание *-opsida* (-видные), принятое в номенклатуре высших растений.

Схематически филогенетические отношения подцарств и отделов растений представлены на рисунке 19. Эта схема существенно отличается родственные связи крупных таксономических групп.

Объединение группы организмов в единый таксон и разделение его на царства и подцарства основано на строении клеток и типах физиологических процессов, происходящих в них, и отражает начальные этапы эволюции растительного мира. В отделах же устанавливаются филогенетические связи и строятся эволюционные отношения на организменном уровне, что является отражением их морфологической эволюции, идущей независимо и иногда (или часто) параллельно. Для низших растений, в эволюции которых распространено явление симбиогенеза, филогенетические связи внутри отделов и классов устанавливаются с привлечением данных ультраструктуры клетки и геносистематики.

Исходя из этих принципов система растений выглядит следующим образом:

ЦАРСТВО *PLANTAE* - РАСТЕНИЯ

Подцарство *Cyanoplantae* - Сине-зелёные растения

Отдел *Cyanophyta* - Цианообразные (Сине-зелёные)

класс *Chroococopsida* - Хрококковидные

класс *Chamaesiphonopsida* - Хамесифоновидные

класс *Hormogoniopsida* - Гормогониевидные

Подцарство *Rhodophantae* - Красные растения

- Отдел ***Rhodophyta*** - Родообразные (Красные)
- класс *Cyanidiopsida* - Цианидиевидные
- класс *Rodellopsida* - Роделловидные
- класс *Compsopogonopsida* - Компсогоновидные
- класс *Bangiopsida* - Бангиевидные
- класс *Florideopsida* - Флоридиевидные

Подцарство *Phaeoplantae* - Бурые растения

- Отдел ***Chrysophyta*** - Хризообразные (Золотистые)
- класс *Chrysopsida* - Хризовидные
- класс *Synuropsida* - Синуровидные
- класс *Dictiochopsida* - Диктиоховидные
- Отдел ***Bacillariophyta*** - Бацилляриеобразные (Диатомовые)
- класс *Centropsida* - Центровидные
- класс *Pennatopsida* - Пеннатовидные
- Отдел ***Xanthophyta*** - Ксантообразные (Жёлто-зелёные)
- класс *Xanthopsida* - Ксантовидные
- Отдел ***Phaeophyta*** - Феообразные (Бурые)
- класс *Phaeozoosporopsida* - Феозооспоровидные
- класс *Cyclosporopsida* - Циклоспоровидные
- Отдел ***Cryptophyta*** - Криптообразные (Криптофитовые)
- класс *Cryptopsida* - Криптовидные
- Отдел ***Prymnesiophyta*** - Примнезиеобразные
- класс *Pavlovopsida* - Павлововидные
- класс *Prymnesiopsida* - Примнезииевидные
- Отдел ***Dinophyta*** – Динообразные
- класс *Dinopsida* - Диновидные
- класс *Noctilucopsida* - Ноктилюковидные

Подцарство *Chloroplantae* - Зелёные растения

- Отдел ***Euglenophyta*** - Эвгленообразные
- класс *Euglenopsida* - Эвгленовидные
- Отдел ***Chlorarachniophyta*** - Хлорарахниеобразные
- класс *Chlorarachniopsida* - Хлорарахниеидные
- Отдел ***Chlorophyta*** - Хлорообразные (Зелёные)
- класс *Prasinopsida* - Прасиновидные
- класс *Ulvopsida* - Ульвовидные
- класс *Trebouxiopsida* - Требуксиевидные
- класс *Chloropsida* - Хлоровидные
- Отдел ***Charophyta*** - Харообразные
- класс *Mesostigmatopsida* - Мезостигмовидные
- класс *Chlorokybopsida* - Хлорокибовидные
- класс *Klebsormidiopsida* - Клебсормидиевидные
- класс *Zygnematopsida* - Зигнемовидные
- класс *Coleochaetopsida* - Колеохетовидные
- класс *Charopsida* - Харовидные
- Отдел ***Bryophyta*** - Мохообразные
- класс *Hepaticopsida* - Печёночниковидные
- класс *Bryopsida* - Моховидные
- Отдел ***Anthocerotophyta*** - Антоцеротообразные
- класс *Anthocerotopsida* - Антоцеротовидные
- класс *Horneophytopsida* - Горнеофитовидные
- Отдел ***Rhyniophyta*** - Риниеобразные
- класс *Rhyniopsida* - Риниевидные
- класс *Psilotopsida* - Псилотовидные

класс *Ophioglossopsida* - Ужовниковидные
Отдел ***Lycopodiophyta*** - Плаунообразные
класс *Lycopodiopsida* - Плауновидные
класс *Isoëtopsida* - Полушниковидные
класс *Cordaitanthopsida* - Кордаитантовидные
класс *Pinopsida* - Сосновидные
класс *Salicopsida* - Ивовидные
класс *Myricopsida* - Мириковидные
класс *Piperopsida* - Перечниковидные
Отдел ***Equisetophyta*** - Хвощеобразные
класс *Hyeniosida* - Гиениевидные
класс *Sphaenophyllopsida* - Клинолистовидные
класс *Equisetopsida* - Хвощевидные
класс *Ephedropsida* - Эфедровидные
класс *Casuarinopsida* - Казуариновидные
Отдел ***Polypodiophyta*** - Папоротникообразные
класс *Cladoxilopsida* - Кладоксиловидные
класс *Protopteridopsida* - Протоптеридиевидные
класс *Polypodiopsida* - Папоротниковидные
класс *Zygopteridopsida* - Зигоптерисовидные
класс *Marattiopsida* - Мараттиевидные
класс *Gynkgopsida* - Гинкговидные
класс *Cycadopsida* - Саговниковидные
класс *Magnoliopsida* - Магнолиевидные

Обоснования авторских взглядов на вышеизложенные положения наиболее полно и подробно освещены в учебном пособии "Эволюция и филогения растений" (Иванов, 2003).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ

К растениями относятся автотрофные организмы, способные к фотосинтезу, исходными продуктами которого являются углекислый газ и вода, первичным продуктом синтеза - глюкоза, побочным продуктом - кислород. Условно все растения подразделяются на низшие (водоросли) и высшие (сухопутные и вторичноводные).

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

При характеристике группы растительных организмов, занимающих первые четыре эволюционных уровня, используют ряд параметров, свойственных низшим растениям. Эти параметры следующие:

1. Организация таллома
2. Клеточные покровы
3. Организация хроматофоров
4. Фотосинтезирующие пигменты
5. Митохондрии
6. Запасные питательные вещества
7. Митоз
8. Цитокинез
9. Жгутики
10. Типы полового процесса
11. Типы циклов развития
12. Экологические группы

Организация таллома. Тело низших растений носит название таллом (слоевище). Различают три типа талломов: одноклеточный, многоклеточный и тканевой.

При одноклеточном талломе растение представлено единственной клеткой, выполняющей функцию целого организма. Одноклеточные талломы подразделяются на следующие:

Коккоидный - клетки лишены жгутиков, неподвижны;

Монадный - клетки имеют жгутики, подвижны;

Амебоидный (ризоподидальный) - клетки лишены жгутиков, без твердой оболочки, подвижны на субстрате за счёт образования цитоплазматических отростков - ризоподиев.

Многоклеточные организмы представлены большим количеством клеток, соединённых между собой. Клетки не дифференцированы, все выполняют одинаковую функцию. Иногда имеются особые клетки иного строения, выполняющие функцию прикрепления к субстрату - ризоиды. Многоклеточные типы талломов следующие:

Сарциноидный – представлен скоплением клеток, делящихся в трёх взаимно перпендикулярных областях с образованием пакетовидных, тетраэдрических и других, но не нитчатых форм скопления клеток. Встречается у Зелёных водорослей.

Пальмеллоидный (капсальный) - представлен монадными или коккоидными клетками, погружёнными в общую слизь. Различают два типа пальмеллоидного таллома: колониальный и ценобиальный. В колонии количество клеток непостоянно и может варьировать. В ценобии число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы

Нитчатый - клетки соединены в простые нити, нарастающие только в длину за счёт деления клеток поперечными перегородками;

Разнонитчатый (гетеротрихальный) - разновидность нитчатого таллома, в котором деление клеток происходит в разных плоскостях и образуется две системы нитей - горизонтальная и вертикальная;

Пластинчатый - таллом представлен тонкой пластинкой, образующейся за счёт деления клеток в продольном и поперечном направлениях;

Сифональный - таллом представлен одной, часто очень крупной клеткой, имеющей значительную внешнюю расчленённость, но единую цитоплазму с множеством ядер;

Сифонокладальный - представлен многоядерными клетками, образующими нитчатые или разнонитчатые талломы;

Псевдопаренхиматозный (ложнотканевой) - образуется за счёт переплетения боковых ветвей неограниченно нарастающей с помощью верхушечной клетки оси (одноосевое строение) или многих осей (многосоевое строение).

Тканевой - таллом состоит из множества клеток, дифференцированных на функции. Обычно имеются группы клеток, выполняющие защитную, механическую, фотосинтезирующую, запасную функции, а также генеративные клетки, образующие спорангии и гаметангии.

Клеточные покровы. Клеточная стенка обеспечивает устойчивость внутреннего содержимого к внешним воздействиям и придаёт клеткам определённую форму. Она проницаема для воды и растворённых в ней

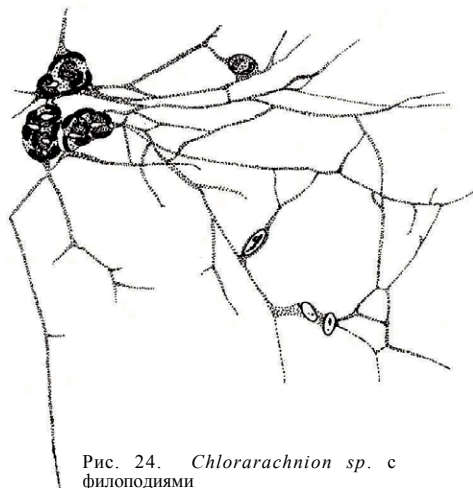


Рис. 24. *Chlorarachnion* sp. с филоподиями

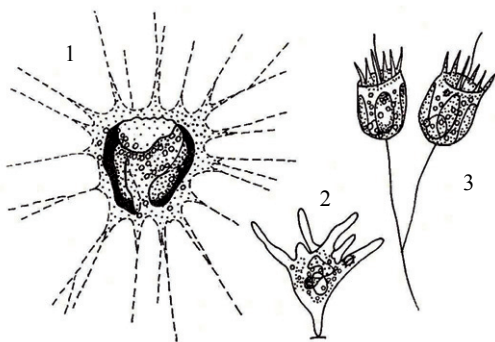


Рис. 23. Псевдоподии водорослей: 1 - *Rhizochloris nobilis* с ризоподиями; 2 - *Brechmiella chrysohydra* с лобоподиями; 3 - *Pedinella hexacostata* с аксоподиями

низкомолекулярных веществ, легко пропускает солнечный свет. Клеточные покровы водорослей отличаются разнообразием как по строению, так и по химическому составу. В их состав входят полисахариды, белки, гликопротеиды, минеральные соли, пигменты, липиды, вода. В отличие от высших растений в оболочках водорослей отсутствует лигнин.

У многих водорослей клетка снаружи покрыта лишь плазмалеммой, которая не способна обеспечить постоянную форму тела. Такие клетки могут образовывать псевдоподии.

Чаще всего встречаются ризоподии, представляющие собой нитевидные, длинные, тонкие, разветвлённые, иногда анастомозирующие выросты, внутри которых находятся микрофиламенты (рис. 23, 1). Встречаются также лобоподии – широкие закруглённые выпячивания цитоплазмы (рис. 23, 2). Реже наблюдаются филоподии – тонкие подвижные образования, напоминающие щупальца (рис. 24), и аксоподии – постоянные щупальцевидные образования с внутренним каркасом из микротрубочек (рис. 23, 3).

У многих жгутиковых водорослей клетка покрыта чешуйками, которые могут быть одиночными или смыкаться в сплошной покров – теку. Они могут быть органическими и неорганическими. В последнем случае они состоят из карбоната кальция или кремнезёма. Нередко клетки жгутиковых или амёбидных водорослей располагаются в домиках, имеющих органическое происхождение. Форма и структура домиков разнообразна и используется как систематический признак. Монады располагаются в домиках свободно или прикрепляются к стенкам. При размножении домик не разрушается, чаще всего одна образовавшаяся клетка покидает его и строит новый.

Различают следующие типы клеточных стенок:

Муреиновый мешок. Клеточная стенка расположена между плазмалеммой и слизистыми чехлами, капсулами или влагалищами. Жёсткий каркас, окружающий клетку, представляет собой одну гигантскую мешковидную молекулу муреина, компонентами которой являются N-ацетилмурамовая кислота и N-ацетилглюкозамин, соединённые между собой пептидными связями. Такая клеточная стенка свойственна Сине-зелёным водорослям.

Пелликула. Представляет собой совокупность цитоплазматической мембраны и расположенной под ней белковых полос, микротрубочек и трубчатых цистерн эндоплазматической сети. В зависимости от толщины и эластичности пелликулы форма тела клетки может быть постоянной или в различной степени изменяться (Эвгленовые водоросли, рис. 25, 1).

Амфиесма. Состоит из плазмалеммы и расположенных под ней системы уплощённых везикул – альвеол, под которыми лежит слой микротрубочек (рис. 25, 2). Везикулы могут располагаться на расстоянии друг от друга или быть плотно сомкнутыми. У многих видов Динофитовых в везикулах содержатся целлюлозные пластинки, тогда амфиесма называется текой, или панцирем.

Перипласт. Характерен для Кристофитовых водорослей, состоит из плазмалеммы и расположенного над и под ней белкового компонента. Эти слои часто состоят из шестиугольных белковых пластинок, а сверху могут располагаться семиугольные розеточные органические чешуйки (рис. 25, 3).

Наружный панцирь. Характерен для Диатомовых водорослей, формируется снаружки от плазмалеммы и состоит из аморфного кремнезёма, помимо которого в состав панциря входят органические соединения, железо, алюминий, магний. Панцирь изнутри и снаружки покрыт тонким органическим слоем, состоящим из пектиновых веществ, имеет систему альвеол, швов, узелков.

Гликопротеиновая оболочка. Формируется у Хламидомонадовых водорослей, в ней отсутствует целлюлоза, она состоит из белков, соединённых с углеводами – галактозой, арабинозой, маннозой и глюкозой.

Целлюлозная оболочка. Структурным компонентом клеточной стенки является целлюлоза, собранная в волокна, расположенные рядами

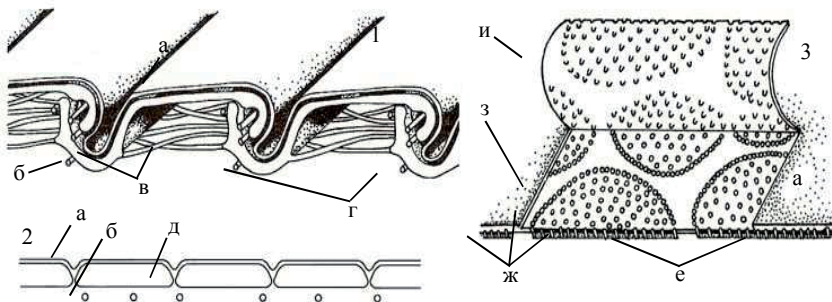


Рис. 25. Схема строения клеточных покровов: 1 - пеликула; 2 - амфиесма; 3 - перипласт. а - плазмалемма; б - микротрубочки; в - микрофиламенты, связывающие белковые полосы; г - белковые полосы; д - альвеола; е - перипластные пластинки; ж - внутримембранные частицы; з - внутренняя поверхность плазмалеммы; и - наружная поверхность плазмалеммы

параллельно плазмалемме и связанные между собой поперечными мостиками. Такой каркас погружён в матрикс, состоящий из пектина, гемицеллюлозы и других веществ. Компоненты матрикса синтезируются аппаратом Гольджи, а затем изливаются в оболочку. Микрофибриллы целлюлозы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы с помощью особых белковых комплексов, содержащих фермент целлюлозосинтетазу. Эти комплексы встроены в плазмалемму, и двигаясь в её плоскости, оставляют после себя синтезированную микрофибриллу.

Организация хроматофоров. Фотосинтезирующие органоиды низших растений носят название хроматофоров и отличаются большим разнообразием по форме и внутренней организации. В большинстве случаев они занимают постенное положение (париетальные хроматофоры) и могут быть: чашевидными (Хламидомонада); в виде кольца или неполного цилиндра, опоясывающего цитоплазму (Улотрикс); в виде полого цилиндра, пронизанного многочисленными отверстиями (Эдогониум); одной или многими спиральными лентами (Спирогира); одной или двух крупных париетальных пластинок (Пиннулярия). У многих водорослей хроматофоры многочисленные и имеют вид зёрен или дисков, расположенных в постенной цитоплазме (разные отделы водорослей). Реже хроматофор занимает в клетке центральное положение, в этом случае он состоит из массивного центра и многочисленных отходящих от него лопастей или гребней (звёздчатые хроматофоры). Такие хроматофоры наблюдаются у большинства Десмидиевых водорослей.

Субмикроскопическое строение хроматофоров принципиально отличается у разных систематических групп водорослей. Как и хлоропласты, они имеют двойную внешнюю мембрану (Зелёные и Красные водоросли). У некоторых водорослей мембрана тройная (Пирофитовые и Эвгленовые). Также встречаются четырехмембранные хроматофоры. Две наружные мембраны у таких хроматофоров являются хлоропластной эндоплазматической сетью, наружная мембрана которой переходит в наружную мембрану ядра (Золотистые, Жёлто-зелёные, Диатомовые и Бурые водоросли). Между второй и третьей мембранами располагается перипластидное пространство, которое может содержать систему тубул, зукариотные рибосомы, а у некоторых водорослей – нуклеоморфу (редуцированное ядро). Внутреннее содержимое представлено белковым матриксом, в который погружены тилакоиды -

окружённые одной мембраной плоские диски, заполненные фотосинтезирующими пигментами. В тилакоидные мембраны встроены пигментные системы и переносчики электронов, с тилакоидами связана световая фаза фотосинтеза, а темновая происходит в строме хроматофора. Кроме того, в матриксе находятся рассеянные рибосомы, фибриллы ДНК, липидные гранулы и особые включения - пиреноиды. Пиреноид – дифференцированная область внутри хроматофора, которая плотнее окружающей стромы и в которую заходят или не заходят тилакоиды. Вокруг пиреноида откладываются запасные продукты, он содержит фермент Рубиско (рибулёзо-1,5-бисфосфаткарбоксилазоксигеназу), который фиксирует двуокись углерода. Различают четыре типа организации хроматофоров:

1. Одноламеллярные - тилакоиды расположены в матриксе поодиночно, хлоропластная ЭПС отсутствует (Красные водоросли, рис. 26, 1);

2. Двухламеллярные - тилакоиды парные, образуют ламеллы, в которых между тилакоидами имеется пространство, занятое матриксом. Хроматофор окружён хлоропластной ЭПС (Криптофитовые водоросли, рис. 26, 2);

3. Трёхламеллярные – тилакоиды расположены в матриксе по три, имеется одна мембрана хлоропластной ЭПС (Динофитовые, Эвгленовые, рис. 26, 3). У других водорослей (Золотистые, Жёлто-зелёные, Диатомовые, Бурые) имеются две мембраны хлоропластной ЭПС (рис. 26, 4). Часто у этих водорослей в хроматофорах встречаются так называемые опоясывающие тилакоиды, идущие параллельно оболочке и окружающие остальные тилакоиды;

4. Грановые - ламеллы состоят из многих тилакоидов, плотно прижатых друг к другу, не имеющих между собой пространства, заполненного матриксом (Зелёные водоросли, рис. 26, 5).

Монадные клетки обычно имеют светочувствительный глазок - стигму, при помощи которого осуществляется положительный фототаксис. У Эвгленовых водорослей стигма находится вне хроматофора.

Фотосинтезирующие структуры Сине-зелёных водорослей имеют принципиально иную организацию и не носят названия хроматофоров. Они представлены одиночными тилакоидами, погружёнными в цитоплазму клетки, содержащие основной фотосинтезирующий пигмент - хлорофилл. На поверхности тилакоидов находятся сферические образования - фикобилисомы - содержащие вспомогательные фотосинтезирующие пигменты синего цвета (рис. 27)

Фотосинтезирующие пигменты. Хлорофилл у растений существует в четырёх формах: *a*, *b*, *c*, *d*. У представителей всех классов имеется хлорофилл *a*. У Сине-зелёных водорослей имеется только эта форма хлорофилла, все же эукариотические водоросли в составе фотосинтезирующих пигментов имеют кроме *a* обязательно еще одну дополнительную форму. Помимо фотосинтезирующих пигментов в состав хроматофоров входят также фотореактивные (уменьшающие повреждающее действие УФ-излучения), среди которых наиболее распространёнными являются ксантофиллы - природные пигменты из группы каротиноидов. Каротиноиды используют непоглощённую хлорофиллом часть видимого спектра и выполняют защитную функцию, предотвращая распад хлорофилла под действием молекулярного кислорода. Комбинации разных пигментов определяют разный химизм фотосинтеза, разный состав запасных веществ, состав клеточных оболочек, процесс обмена веществ и многое другое, в том числе и окраску тела растений. По набору фотосинтезирующих и фотореактивных

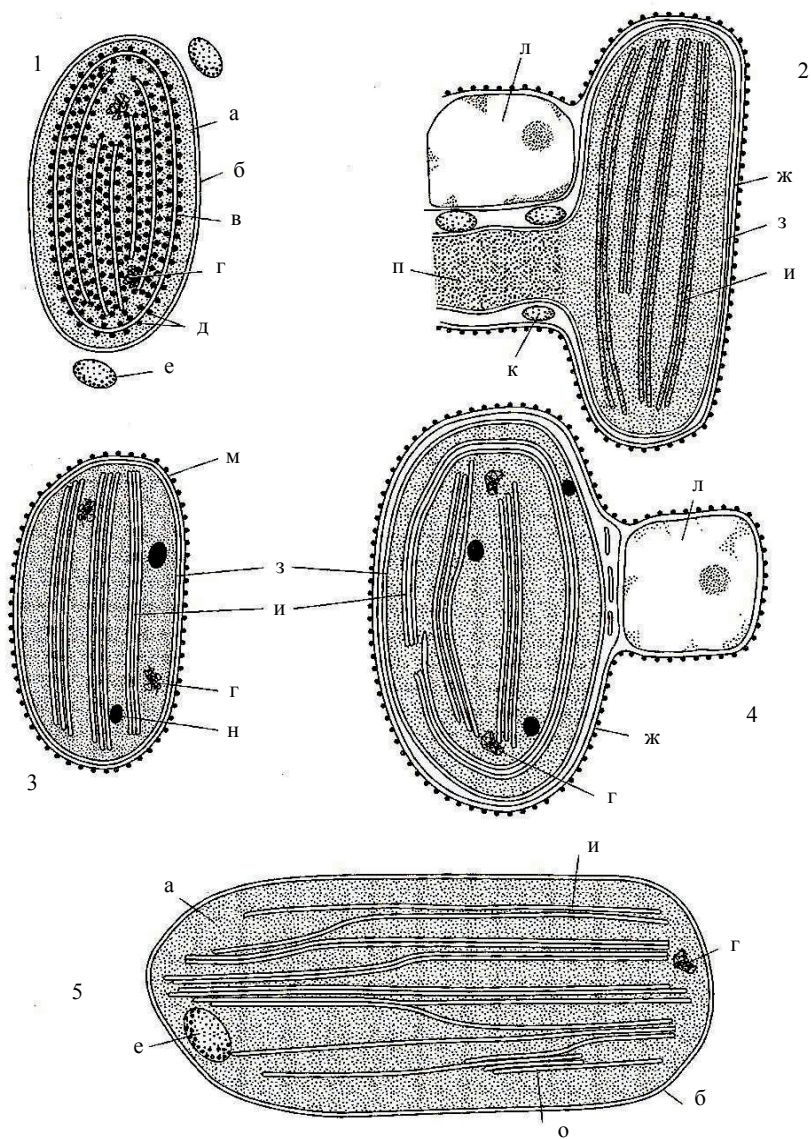


Рис. 26. Схема строения хлорофоров у эукариотических водорослей: 1 - тилакоиды расположены по одному, отсутствует хлоропластная ЭПС; 2 - ламеллы двухтилакоидные, две мембраны хлоропластной ЭПС; 3 - трёхтилакоидные ламеллы, одна мембрана хлоропластной ЭПС; 4 - трёхтилакоидные ламеллы, две мембраны хлоропластной ЭПС; 5 - многотилакоидные ламеллы, нет хлоропластной ЭПС. а - рибосомы; б - оболочка хлорофора; в - опоясывающий тилакоид; г - ДНК; д - фикобилисомы; е - крахмал; ж - две мембраны хлоропластной ЭПС; з - две мембраны оболочки хлорофора; и - ламелла; к - запасной продукт; л - ядро; м - одна мембрана хлоропластной ЭПС; н - липид; о - грана; п - пиреноид

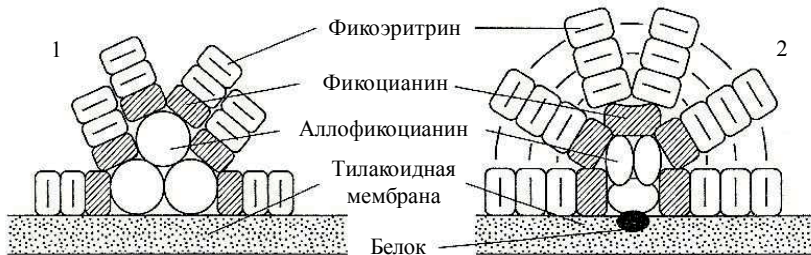


Рис. 27. Строение фикобилизом: 1 - полудисковидный тип; 2 - полусферический тип

пигментов выделяют четыре группы водорослей, характеризующихся следующим образом:

Сине-зелёные - хлорофилл *a*; каротиноиды - α -, β - и ϵ -каротины; ксантофиллы - эхинеон, зеаксантин, криптоксантин и др.; билипротеины - фикоцианин, фикоэритрин и аллофикоцианин (синие пигменты).

Красные - хлорофиллы *a* и *d*; каротиноиды - β -каротин, зеаксантин, антераксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин; пигменты-фикобилины - фикоциан, фикоэритрин, аллофикоцианин.

Бурые - хлорофиллы *a* и *c*; каротиноиды - β -каротин, фукоксантин, диатоксантин, диадиноксантин, лютеин, виолаксантин.

Зелёные - хлорофиллы *a* и *b*; каротиноиды - α - и β -каротин, антераксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин.

Все высшие растения в своих клетках имеют весь набор пигментов, свойственный Зелёным водорослям, и характеризуются одинаковым с ними химизмом фотосинтеза и общим обменом веществ. Кроме того, строение хлоропластов высших растений и хроматофоров Зелёных водорослей имеет сходное строение, в них тилакоиды образуют систему гран.

Митохондрии. В клетках водорослей эти органели значительно более разнообразны по форме и строению в сравнении с митохондриями высших растений. Они могут быть округлыми, нитевидными, удлинёнными, в виде сети неправильных очертаний. Их форма может варьировать в одной и той же клетке на разных стадиях онтогенеза. Внутренняя мембрана митохондрий образует кристы разной формы – дисковидные (в виде теннисных ракеток), трубчатые и пластинчатые (рис. 28). Матрикс митохондрий содержит рибосомы и митохондриальную ДНК. Наиболее примитивными считаются дисковидные кристы.

Запасные питательные вещества. Представители разных отделов водорослей накапливают разные запасные питательные вещества. Скопления полисахаридов имеют вид зёрен и у большинства водорослей откладываются вне хроматофора. Только у Зелёных водорослей, как и у высших растений, крахмал запасается внутри хлоропласта.

Сине-зелёные водоросли накапливают гликопротеид, похожий на гликоген, α -глюканы (цианофицированный крахмал) и волютин - вещество белкового происхождения. Соединения азота запасаются в виде цианофициновых гранул, состоящих из аминокислот аргинина и аспарагина.

Красные водоросли накапливают багрянковый крахмал, близкий к амиллопектину и гликогену.

Группа водорослей с бурными пигментами накапливают: Золотистые водоросли - лейкозин, имеющий углеводную природу; Диатомовые

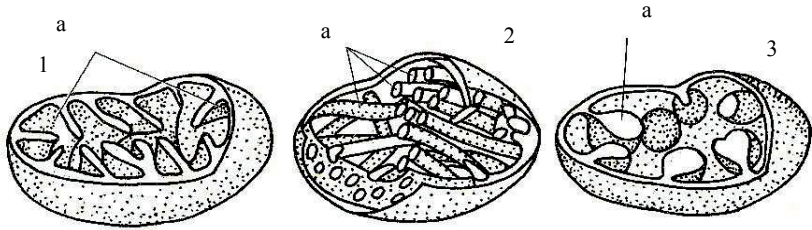


Рис. 28. Схема строения митохондрий с различными типами крист: 1 - пластинчатые; 2 - трубчатые; 3 - дисквидные. а - криста.

водоросли - жиры в виде капелек различной величины, а также волютин; Бурые водоросли - углеводы ламинарин и манит, в небольших количествах жир; Жёлто-зелёные - жиры.

Зелёные и Харовые накапливают крахмал, реже жиры, Эвгленовые - парамилон, производное глюкозы.

Митоз. У разных групп водорослей митоз протекает по-разному. Различают закрытый, полуоткрытый и открытый митозы (рис. 29). При закрытом митозе расхождение хромосом происходит без нарушения ядерной оболочки. При полуоткрытом ядерная оболочка сохраняется в течение всего митоза, за исключение полярных зон ядра. При открытом митозе ядерная оболочка исчезает в профазе.

В зависимости от формы митотического веретена выделяют плевромитоз и ортомитоз. При плевромитозе в метафазе не образуется экваториальной пластинки и веретено представлено двумя полуверетенами, расположенными под углом друг к другу вне или внутри ядра. При ортомитозе в метафазе хромосомы становятся по экватору двухполюсного веретена. Особый тип ортомитоза встречается у Требуксиевых водорослей – метацентрический, когда центриоли во время метафазы расположены в области метафазной пластинки, а не на полюсах веретена.

Цитокинез. После образования двух ядер цитоплазма клетки делится путём образования борозды деления, или клеточной пластинки, по экватору клетки. Борозда деления начинается от внутреннего слоя клеточной оболочки и охватывает кольцом всю клетку. При таком впячивании диктиосомные везикулы (пузырьки) могут сливаться с плазмалеммой, образуя новую поперечную перегородку. В образовании

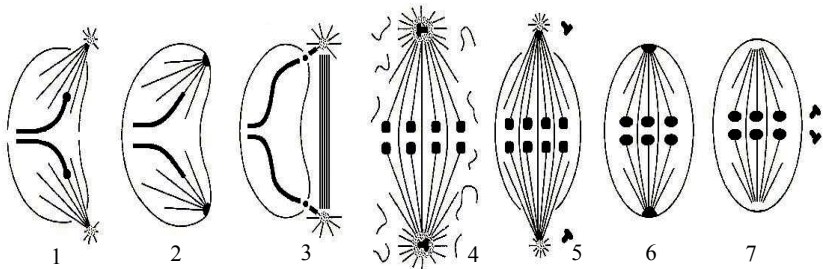


Рис. 29. Схема основных типов митоза у водорослей: 1 - закрытый внеядерный плевромитоз; 2 - закрытый внутриядерный плевромитоз; 3 - полуоткрытый плевромитоз; 4 - открытый ортомитоз; 5 - полуоткрытый ортомитоз; 6 - закрытый ортомитоз; 7 - метацентрический митоз.

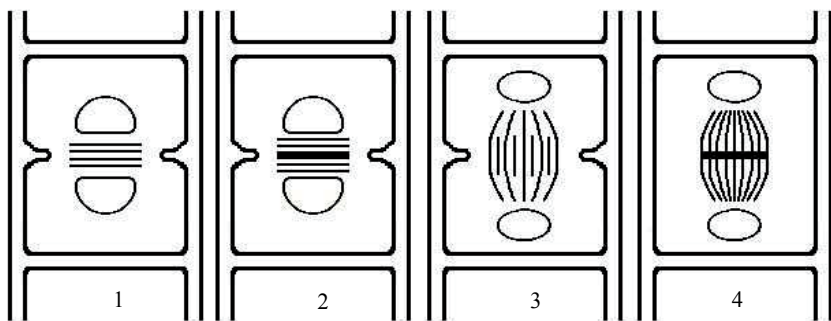


Рис. 30. Цитокinesis у водорослей: 1 - образование кольцевой борозды деления и фикопласта; 2 - образование клеточной пластинки с участием фикопласта; 3 - образование кольцевой борозды деления с участием фрагмопласта; 4 - образование клеточной пластинки с участием фрагмопласта

перегородки участвует фикопласт или фрагмопласт.

Фикопласт – система микротрубочек, расположенных параллельно образующейся перегородке. Клетка может делиться либо путём перешнуровывания (Хламидомонада, рис. 30, 1), либо путём образования клеточной пластинки (Фричиелла, рис. 30, 2). Диктиосомные везикулы сливаются между фикопластными микротрубочками, формируя новую поперечную перегородку.

Фрагмопласт – система микротрубочек, расположенных перпендикулярно к образующейся перегородке. Между межполюсными микротрубочками на месте перегородки располагаются везикулы, формирующиеся диктиосомами и содержащие компоненты новой клеточной стенки. Клетка может делиться либо центростремительно (от периферии к центру, рис. 30, 3) с образованием кольцевой борозды деления, либо центробежно (от центра к периферии, рис. 30, 4) за счёт образования клеточной пластинки. В последнем случае в местах перегородки, где находились микротрубочки, формируются плазмодесмы.

Жгутики. Жгутики эукариотических водорослей имеют единый план строения (рис. 31). Жгутик состоит из наружной и внутренней частей. Наружная часть жгутика покрыта элементарной мембраной, являющейся непосредственным продолжением цитоплазматической мембраны. В ней различают три зоны - кончик, главный стержень и переходная зона. Внутренняя часть состоит из основания (базального тела) и корней. Внутри жгутика находится белковый матрикс, в который погружена система микротрубочек, состоящих из сократительного белка тубулина. Наиболее продолжительная по длине часть жгутика - стержень (ундулоподия) - имеет 9 пар (дублетов) микротрубочек, расположенных кольцом, и одну центральную пару - структура $(9 \cdot 9) + 2$, эта система носит название аксонемы. Каждый боковой дублет образован А- и В-микротрубочками, А-трубочка каждого дублета имеет два коротких боковых выроста ("руки"), обращённых к трубочке В. Центральный дублет обычно заключён в общий чехол. Дублеты соединены между собой белковыми мостиками - интердублетными соединениями (периферические дублеты между собой), и спицами (периферические дублеты с центральным). В кончике по мере продвижения к его вершине постепенно периферические дублеты теряют материал и количество микротрубочек сокращается, до самой вершины простирается только

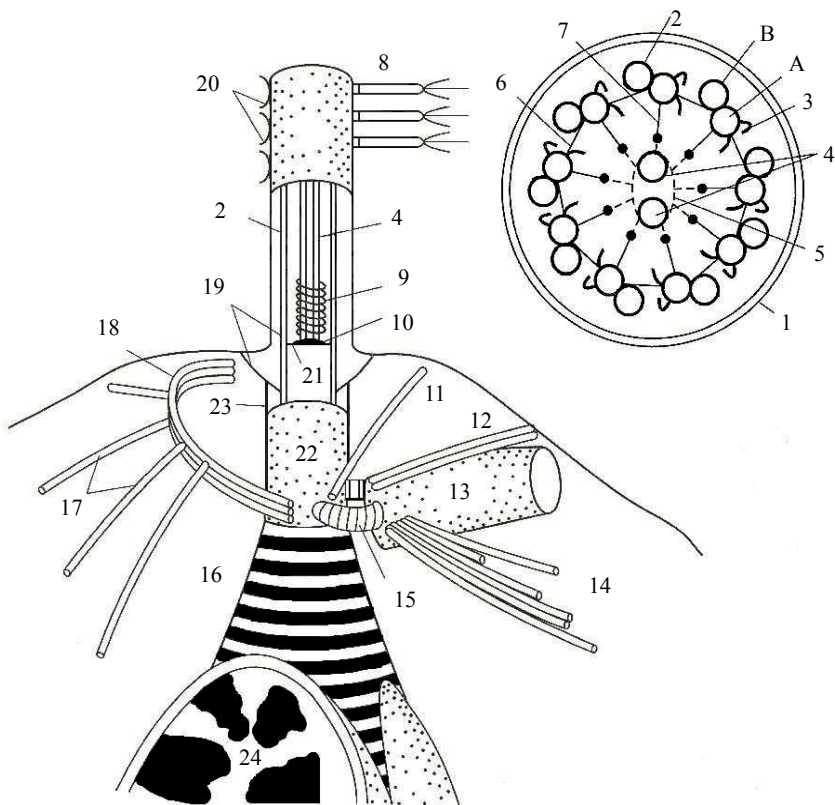


Рис. 31. Поперечный разрез через ундулиподию и обобщённая схема строения жгутикового аппарата: 1 - плазматическая мембрана; 2 - наружные дублеты, образованные А и В микротрубочками; 3 - боковые ручки; 4 - центральные микротрубочки; 5 - центральный футляр; 6 - мостики между периферическими трубками; 7 - радиальные спицы; 8 - трёхчленные трубчатые мастигономы; 9 - переходная спираль; 10 - аксома; 11, 12, 14 - микротрубочковые корешки; 13 - безжгутиковая кинетосома; 15 - фибриллярный мостик между кинетосомами; 16 - ризопласт; 17 - вторичные микротрубочки; 18 - ребристый корешок; 19 - переходные фибриллы; 20 - жгутиковые чешуйки; 21 - поперечная пластинка; 22 - жгутиковая кинетосома; 23 - триплеты микротрубочек кинетосом; 24 - ядро

центральный дублет (акронема). В переходной зоне образуется перетяжка, мембрана вплотную подходит к периферическим дублетам, здесь образуется базальный диск, в котором оканчиваются микротрубочки центрального дублета, а периферические дублеты продолжают дальше, где к ним добавляются дополнительные микротрубочки и образуются триплеты базального тела (кинетосомы). Девять триплетов кинетосомы соединяются тонкими белковыми нитями между А- и С-трубочками соседних триплетов. Базальные тела парных жгутиков соединяются между собой так называемый "полосатым корнем", относительно друг друга могут располагаться параллельно, под острым или прямым углом, а также антипараллельно (под углом 180°). Базальные тела у ряда водорослей могут принимать участие в делении ядра, становясь центрами организации микротрубочек. От кинетосом отходят корни, образованные тетраплетами микротрубочек. Корни простираются в клетку под цитоплазматической мембраной и закрепляют жгутик в теле клетки.

У некоторых водорослей (Примнезиофитовые) имеется гаптонема – тонкий короткий вырост между двумя жгутиками. Внутри гаптонемы находится лента из 6-8 микротрубочек, которая окружена каналом гладкой ЭПС. Микротрубочки гаптонемы отходят от одной из кинетосом и могут рассматриваться как один из микротрубочковых корешков. С другой стороны, у гаптонемы найдены собственные фибриллярные корешки.

Жгутик осуществляет колебательные движения за счёт асинхронного сокращения микротрубочек и клетка движется в толще воды.

У большинства водорослей жгутики парные. Различают пять типов организации жгутикового аппарата по строению и местоположению жгутиков:

1. Изококтные, изоморфные, терминальные жгутики - одинаковой длины и формы, располагаются на верхнем полюсе клетки (Зелёные, Харовые водоросли);

2. Гетерококтные, изоморфные, терминальные жгутики - разной длины, одинаковой формы, располагаются на верхнем полюсе клетки (Золотистые, Эвгленовые водоросли);

3. Гетерококтные, гетероморфные, ламинальные жгутики - разной длины, разной формы (гладкий и перистый), располагаются сбоку клетки;

4. Стефаноконтные жгутики - многочисленные жгутики, расположенные на верхушке клетки или по всей поверхности (разные отделы водорослей);

5. Жгутики отсутствуют (Сине-зелёные и Красные водоросли).

Жгутики могут быть гладкими или покрытыми образованиями – чешуйками, простыми волосками и мастигонемами.

Чешуйки могут покрывать жгутики в один или несколько слоёв, они бывают разной формы и размеров.

Простые волоски состоят из гликопротеинов. Это тонкие нити, отходящие от поверхности жгутика.

Мастигонемы бывают трубчатыми и нетрубчатыми, они состоят из белков и гликопротеидов. Трубчатые подразделяются на три типа:

- трёхчастные, имеющие гликопротеиновую природу. Они состоят из короткой базальной части, длинного полого стержня и верхней части, состоящей из одного или нескольких филаментов;

- четырёхчленные, полисахаридной природы. Состоят из базального закрывающего филамента, толстой трубчатой части, части из мелких субъединиц и терминального филамента, который может отсутствовать. Такие мастигонемы расположены с двух сторон на ундулоподии.

- двухчастные, природа которых не установлена. Состоят из трубчатой части и одного или двух тонких терминальных волосков. Располагаются или в два супротивных ряда на длинном жгутике, или в один ряд на коротком, или в один ряд на обоих.

Типы полового процесса. Половым процессом является процесс слияния двух гамет с образованием зиготы и изменением ядерной фазы с гаплоидной на диплоидную (гаметы содержат гаплоидный набор хромосом n , зигота - диплоидный $2n$). Гаметы формируются или в обычных недифференцированных клетках, или в специализированных - гаметангиях. Различают пять типов полового процесса:

1. Хологамия - слияние двух одинаковых неподвижных (безжгутиковых) гамет.

2. Изогамия - слияние двух одинаковых подвижных гамет. Среди хологамных и изогамных водорослей существуют гомоталлические виды, у которых слияние происходит между гаметами одного таллома, и гетероталлические, у которых слияние возможно только между гаметами разных особей. Такие гаметы обозначаются знаками "+" и "-".

3. Гетерогамия (анизогамия)

- слияние двух подвижных гамет, из которых одна крупная, менее подвижная - женская, вторая - мелкая, более подвижная - мужская;

4. Оогамия

- слияние крупной неподвижной гаметы - яйцеклетки и мелкой подвижной - сперматозоида. У водорослей с таким

типом полового процесса образуются специализированные гаметангии - оогонии, в которых формируется яйцеклетка, и антеридии, образующие сперматозоиды. Эти органы одноклеточные, за исключением Харовых водорослей, у которых гаметангии многоклеточные.

5. Конъюгация - слияние содержимого двух вегетативных недифференцированных на гаметы клеток, физиологически исполняющих функцию гамет.

Хологамия, изогамия и гетерогамия осуществляются в толще воды вне организма водоросли. Оогамия обычно происходит внутри оогония и образующаяся зигота защищена его стенкой от внешних воздействий (кроме некоторых Бурых водорослей, у которых оогамия происходит в толще воды). Конъюгация протекает под клеточной оболочкой, когда содержимое одной клетки переливается в другую, или слияние происходит в специальном образовании - конъюгационном канале, формирующимся между клетками.

Во всех случаях образующаяся зигота содержит одно копуляционное диплоидное ядро. Чаще всего она окружается толстой оболочкой, переполняется запасными веществами и растворимыми в жирах пигментом кирпично-красного цвета - астаксантином (гематохромом). Затем она прорастает сразу, или после более или менее длительного периода покоя.

Типы циклов развития. Циклом развития называется процесс смены генераций и смены ядерных фаз, осуществляющийся за определённый промежуток времени. У растений различают две генерации: гаплоидную - гаплоглобионт, или гаметофит и диплоидную - диплоглобионт, или спорофит. Обычно они являются самостоятельными организмами, но у многих растений существуют совместно, образуя дибионты. Основная функция гаметофита - образование гамет, участвующих в половом процессе, а спорофита - образование спор, участвующих в расселении (распространении) вида. Гаметы образуются в обычных вегетативных клетках или специализированных гаметангиях путём митоза. Споры образуются также в обычных или специализированных клетках - спорангиях путём мейоза, реже споры бывают диплоидными (при самовозобновляющихся спорофитах).

У водорослей насчитывают четыре типа циклов развития:

1. Гаплонтный. Взрослый организм гаплоидный, диплоидна только зигота, таким образом спорофит отсутствует. Мейоз происходит в зиготе

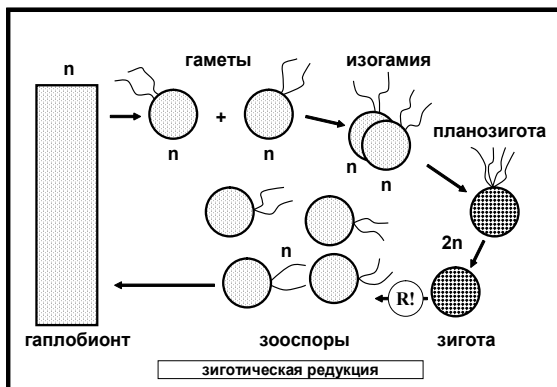


Рис. 32. Схема гаплонтного цикла развития

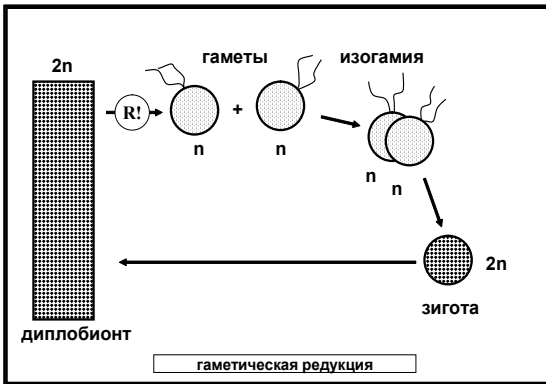


Рис. 33. Схема диплонтного цикла развития

после её образования - зиготическая редукция (рис. 32);

2. Диплонтный. Взрослый организм диплоидный, гаплоидны только гаметы, гаметофит отсутствует. Мейоз происходит при образовании гамет - гамети́ческая редукция (рис. 33);

3. Антитетический. Взрослый организм представлен двумя генерациями - гаметофитом и

спорофитом, меняющим друг друга в цикле развития. Обе генерации могут быть морфологически совершенно сходными, в этом случае говорят об изоморфной смене генераций, или резко отличаться друг от друга по размерам и форме - гетероморфная смена генераций. Мейоз происходит на спорофите при образовании спор - спорическая редукция (рис. 34);

4. Дибрионтический. Взрослый организм диплоидный. В его верхней части происходит редукционное деление и образуется гаплоидная ткань, являющаяся гаметофитом, формирующим гаметы - соматическая редукция (рис. 35).

Экологические группы. Подавляющее большинство водорослей живут в воде. Но многие из них при наличии периодического увлажнения живут на суше и являются обитателями камней и скал, коры деревьев, почвы, снегов и льдов, известковых субстратов и др.

Обитающие в водоёмах водоросли делятся на три экологические группы - планктон, нейстон и бентос.

Планктонные водоросли обитают в толще воды и составляют фитопланктон. Они представлены преимущественно микроскопическими одноклеточными, колониальными или ценобиальными организмами.

Планктонные водоросли обычно имеют приспособления для нахождения во взвешенном состоянии. У одних это различного рода выросты и придатки тела - шипы, щетинки, роговидные отростки, перепонки и т.п. Другие накапливают капли жира, образуют газовые вакуоли.

Нейстонные водоросли обитают на поверхности воды в зоне поверхностной

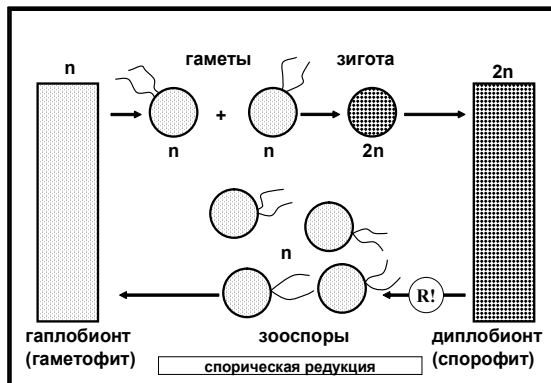


Рис. 34. Схема антитетического цикла развития

плёнки, причём одни из них находятся над плёнкой (эпинейстон), другие под плёнкой (гипонейстон). У некоторых видов существуют приспособления для существования на поверхности воды - слизистые колпачки, удерживающие их на поверхностной плёнке.

Бентосные водоросли обитают на дне водоёма. Они прикреплены ко дну или свободно лежат на дне.

В отличие от планктонных и нейстонных, бентосные водоросли представлены как микроскопическими, так и макроскопическими организмами, последние часто бывают крупных размеров.

Многие водоросли способны обитать в экстремальных условиях – в горячих источниках, на льдах и снежниках, в солёных водоёмах.

Типичными обитателями горячих источников являются Сине-зелёные водоросли, в меньшей степени Диатомовые и некоторые Зелёные и Красные. Они вегетируют при температурах 35-52° С, а иногда до 80° и выше.

Холододлюбивые водоросли способны развиваться на поверхности льда и снега. Они активно размножаются в талой воде при температуре 0° С. Известно более 100 видов таких водорослей, из которых подавляющее большинство относится к Зелёным.

Обитающие в солёной воде виды (галобионты) способны вегетировать при повышенной концентрации солей. В некоторых солёных водоёмах доминируют Сине-зелёные водоросли, сплошь покрывая их дно и участвуя в образовании лечебных грязей. Из Зелёных водорослей в водоёмах с концентрацией солей до 285 г/л обитает *Dunaliella*, при массовом развитии окрашивающая такие водоёмы в красный цвет.

Немалое количество водорослей живут на суше. Это аэрофильные водоросли, они поселяются на стволах деревьев, камнях, скалах, на заборах и стенах домов, крышах, в пещерах и т.д. Большинство из них относится к Сине-зелёным и Зелёным водорослям, значительно меньше к Диатомовым и Жёлто-зелёным. На коре деревьев повсеместно распространена зелёная водоросль Трентеполия (*Trentepolia*), образующая хорошо заметный налёт кирпично-красного цвета.

Многие водоросли обитают в почве (эдафотрофные водоросли). Их можно встретить в виде плёнок или общего позеленения на почве, они поселяются в толще почвы. В почвах обнаружено около 2000 видов, относящихся главным образом к Сине-зелёным, Жёлто-зелёным и Диатомовым. Особенностью почвенных водорослей является способность быстро переходить из активного состояния в состояние покоя и наоборот. Интенсивное развитие водорослей в почве возможно в пределах проникновения света. В целинных почвах толщина такого слоя достигает 1 см, в обрабатываемых до 2 см. Но и в толще почвы, куда не проникает свет – до 2,7 м глубины, также обнаружены водоросли.

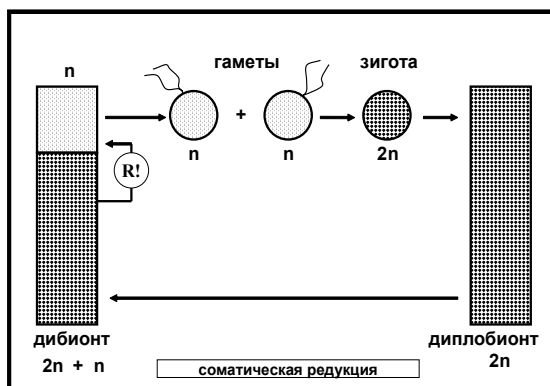


Рис. 35. Схема дибонтического цикла развития

Есть также небольшая группа литофильных водорослей, поселяющихся на известковом субстрате. Различают сверлящие литофильные водоросли, активно внедряющиеся в каменистый субстрат, и туфообразующие, откладывающие известь вокруг себя. Они встречаются в воде и наземных местообитаниях (Сине-зелёные, Зелёные и Красные водоросли).

Водоросли играют значительную роль в балансе живого вещества. Средняя величина первичной продукции мирового океана составляет 550,2 млрд. т в год, а в общей продукции органического углерода на планете на долю водорослей приходится от 26 до 90%. Важную роль выполняют водоросли в круговороте азота. Подсчитано, что Сине-зелёные водоросли 40-60% фиксированного азота делают доступным для других организмов.

В процессе жизнедеятельности водоросли выделяют кислород и играют большую роль в балансе кислорода на Земле. Они также являются пионерами заселения бесплодных субстратов, после отмирания формируя первый слой будущей почвы.

Многие водоросли вступают в симбиотические отношения с другими организмами. Во-первых, с грибами, образуя лишайники, во-вторых, с некоторыми беспозвоночными животными, такими как губки, асцидии, рифовые кораллы, фораминиферы и др. Ряд Сине-зелёных водорослей образует ассоциации с высшими растениями.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Все высшие растения являются многоклеточными организмами, имеющими тканевое устройство тела, которое дифференцировано на органы - корень и побег. Это преимущественно наземные растения, хотя среди них есть группа вторичноводных растений, обитающих в воде. Филогенетически высшие растения связаны с зелёными водорослями: хлоропласты имеют грановую организацию и содержат такой же набор фотосинтезирующих и вспомогательных пигментов, основным запасным веществом является крахмал. В связи с выходом на сушу у растений выработались адаптивные структуры, необходимые для обитания в воздушной среде. Этими структурами являются:

1. Первичные покровные ткани с развитой системой устьиц, выполняющие защитную функцию и функцию газообмена и транспирации;

2. Вторичные покровные ткани с развитым пробковым слоем, изолирующие внутреннюю среду растительного организма от внешней;

3. Всасывающие ткани, способные поглощать воду и растворённые в ней минеральные вещества из субстрата или из атмосферы;

4. Проводящие ткани, осуществляющие передвижение растворов по всем тканям и органам растительного организма;

5. Механические ткани, выполняющие опорную функцию;

6. Многоклеточные гаметангии - антеридии и архегонии, последние защищают образовавшуюся зиготу на ранних этапах её развития;

7. Многоклеточные спорангии, во многих случаях имеющие различные механизмы вскрывания и приспособления для разбрасывания спор, а у семенных растений видоизменяющиеся (превращающиеся в семя) и являющиеся единицами распространения вида.

Половой процесс у всех высших растений - оогамия. У споровых растений он осуществляется при наличии воды во внешней среде, в которой активно перемещаются сперматозоиды. У семенных растений половой процесс не зависит от наличия или отсутствия воды во внешней среде, мужские гаметы перемещаются по специальному образованию - пыльцевой трубке с током цитоплазмы, в связи с чем утратили жгутики

и получили название "спермии" (кроме беззародышевых семенистых растений, у которых мужские гаметы со жгутиками - сперматозоиды). Гаметы высших растений формируются в многоклеточных гаметангиях - антеридиях и архегониях.

Антеридий имеет шарообразную или овальную форму с однослойной многоклеточной стенкой, заключающей сперматогенную ткань, клетки которой образуют двужгутиковые или многожгутиковые сперматозоиды. У голосеменных и покрытосеменных растений антеридий редуцирован.

Архегоний имеет колбовидную форму и состоит из двух частей - брюшка и шейки. В брюшке располагается крупная яйцеклетка, к ней примыкает брюшная канальцевая клетка. В шейке расположены шейковые клетки, которые ко времени созревания яйцеклетки вместе с шейковой канальцевой клеткой разрушаются, ослизняются и формируют слизистый канал для прохождения сперматозидов в брюшко. У многих таксонов шейка выделяет в воду специальные секреты для привлечения сперматозоидов.

У высших растений имеются три типа архегониев:

1. Внутренние, полностью погружённые в ткань гаметофита со слабо дифференцированными от основной ткани стенками. Такой тип архегония свойственен Антоцеротовидным (*Anthocerotopsida*).

2. Наружные, полностью находящиеся на поверхности гаметофита, прикрепляющиеся к нему при помощи более или менее развитой ножки. Брюшко архегония в некоторых случаях покрыто оболочкой из двух слоёв клеток. Такие архегонии имеются у Печёночниковидных и Бриевидных (*Hepaticopsida* и *Bryopsida*).

3. Полупогружённые архегонии, брюшко которых находится в теле гаметофита, а шейка является наружным органом. Развиваются у споровых и голосеменных растений (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Psilotophyta*, *Cycadopsida*, *Ginkgopsida*, *Pinopsida*, *Ephedropsida*).

Всем высшим растениям характерен один тип цикла развития - антитетический с гетероморфной сменой генераций. Эволюция цикла развития высших растений шла в двух направлениях - у Мохообразных в сторону совершенствования гаметофита и редукции спорофита, у всех остальных - в сторону совершенствования спорофита и редукции гаметофита. Наиболее развит гаметофит у листостебельных мхов, наиболее редуцирован - до одной клетки - у цветковых растений.

Общую схему цикла развития высших растений можно представить следующим образом:

Спорофит - бесполое поколение, образует спорангии, в которых путём мейоза формируются гаплоидные споры, находящиеся в тетрадах, которые по созревании распадаются на отдельные споры. Попав в благоприятные условия, спора прорастает в гаметофит - половое поколение. На гаметофите формируются органы полового размножения - антеридии и архегонии (у разноспоровых растений образуются раздельнополюе гаметофиты). Половой процесс проходит при наличии воды (кроме семенных растений). Сперматозоид и яйцеклетка, сливаясь, образуют диплоидную зиготу, из которой вырастет диплоидный спорофит. У растений разных уровней организации имеются особенности циклов развития:

1. У Мохообразных преобладает гаметофит (обоеполюый или раздельнополюый). Спорофит развивается на гаметофите (образуется дибионт). Из споры вырастает протонема, из неё - гаметофит.

2. У равноспоровых растений (Риниеобразные, Плаунообразные, Хвощеобразные и Папоротникообразные) преобладает спорофит, споры

одинаковые. Гаметофит экзоспоровый (развивается во внешней среде), в большинстве случаев обоеполюй.

3. У разнospоровых (Плаунообразные и Папоротникообразные) преобладает спорофит, споры разные. Гаметофиты эндоспоровые (развиваются под оболочкой споры), раздельнополюе.

4. У семенных растений преобладает спорофит, споры разные, гаметофиты эндоспоровые, раздельнополюе. Женский гаметофит развивается на спорофите внутри макроспорангия (образуется дибрионт).

Экологические группы высших растений. Высшие растения экологически более пластичны, чем низшие. Они приспособлены к самым разнообразным условиям обитания. Различают группы растений по отношению к действию факторов внешней среды - воды, температуры, света, субстрата и др.

По отношению к влажности высшие растения делятся на:

Ксерофиты - растения, приспособленные к жизни при дефиците влаги в почве или воздухе. Они имеют различные приспособления к поддержанию водного баланса. У многих ксерофитов листья покрыты плотной кутикулой, способствующей отражению солнечного света. Уменьшению испарения воды способствуют многочисленные трихомы, образующие густой покров над эпидермисом и снижающие транспирацию путём замедления движения воздуха над поверхностью листа и отражения солнечных лучей. Для ксерофитов характерны погружённые устьица, склерификация органов и тканей, редукция листьев и передача функции фотосинтеза стеблю (эфедра, саксаул), образование водозапасающих тканей в стеблях (кактусы - стеблевые суккуленты) или листьях (толстянки - листовые суккуленты). Для многих ксерофильных злаков характерно сворачивание листьев при недостатке влаги. Это осуществляется за счёт моторных клеток, способных изменять объём и уменьшаться при высыхании, при этом лист свёртывается в трубку и устьица оказываются внутри замкнутой полости.

Мезофиты - растения, живущие в условиях умеренного увлажнения. Органы и ткани мезофитов имеют типичное строение - устьица располагаются на нижней поверхности листа, кутикула умеренно развита, лист имеет хорошо выраженные столбчатую и губчатую ткани.

Гигрофиты - растения, обитающие при повышенной влажности. У этих растений отсутствуют приспособления, направленные на снижение транспирации. Клетки эпидермиса тонкостенны, устьица находятся вровень с поверхностью листа или приподнимаются над ней. Большую испаряющую поверхность создают обширные межклетники и тонкостенные живые волоски.

Гидрофиты - растения, приспособленные к жизни в воде, имеющие подводную и надводную части. Различают аэрогидрофиты, имеющие только плавающие листья (кувшинка, кубышка), устьица которых располагаются на верхней поверхности листа, и собственно гидрофиты, имеющие надводные стебли и воздушные листья. В стеблях, черешках листьев и корневищах хорошо развита аэренхима.

Гидатофиты - полностью погружённые в воду растения. Для них характерны тонкие и рассечённые листья, отсутствие кутикулы, присутствие хлоропластов в эпидермисе, большое количество межклетников, заполненных воздухом, отсутствие механических тканей и редуцированные проводящие ткани.

По отношению к действию света высшие растения подразделяются на гелиофиты (светлолюбы) и сциофиты (тенелюбы). У светолюбивых растений палисадный мезофилл состоит из нескольких слоёв клеток, имеющих вытянутую форму. Если нижняя поверхность листа получает

достаточно света, то и на ней образуется столбчатая ткань. У тенелюбивых растений палисадный мезофилл состоит из одного слоя клеток, имеющих форму широко раскрытых воронок. Крупные хлоропласты в них располагаются так, что не затеняют друг друга. Губчатый мезофилл также состоит из одного-двух слоёв.

По отношению к субстрату выделяют следующие экологические группы:

Гумусофиты - растения, обитающие на почве. К ним относится большинство растений, образующих сомкнутые фитоценозы (древесные и травянистые).

Петрофиты (литофиты) - растения, произрастающие на камнях, скалах или в их трещинах.

Хасмофиты - растения, обитающие на каменистых и щебнистых осыпях. Способны существовать на подвижных субстратах, образуя длинные, направленные вниз по склону побеги.

Псаммофиты - растения, приспособленные к жизни на песках, способные противостоять выдуванию ветром и выдерживать засыпание песком благодаря наличию у них части листьев предыдущих лет, образованию возле корешков чехлов из сцементированных песчинок. По анатомо-морфологическим признакам являются ксерофитами.

Аргиллофиты - растения, обитающие на глинистых субстратах.

Галофиты - растения, живущие на сильно засоленных субстратах. Обладают высоким осмотическим потенциалом клеточного сока, поскольку поступление воды в растение затруднено вследствие осмотических причин. В связи с этим имеют ксероморфные признаки, некоторые являются суккулентами (солянки, солерос), многие имеют мелкие и жёсткие листья, выделяющие на поверхности кристаллы солей (тамарикс).

Олиготрофы - растения, живущие на бедных минеральными солями субстратах - на сфагновых болотах и пустошах. Обладают специфическими анатомическими и морфологическими признаками, свойственные ксерофитам, в отличие от которых имеют в тканях обширные межклетники, способствующие аэрации и восполняющие недостаток кислорода в болотной почве.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ - *PLANTAE*

Объединяет автотрофные организмы, имеющие хлорофилл и способные к фотосинтезу, в котором донором ионов водорода является вода.

ПОДЦАРСТВО СИНЕ-ЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕНИЯ - *CYANOPLANTAE*

Прокариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основной - хлорофилл *a*, дополнительные - каротиноиды, фикоцианин, аллофикоцианин, фикоэритрин. Жгутики отсутствуют. Фотосинтезирующие структуры – тилакоиды с фикобилисомами. Продукты запаса – гликоген, волютин, цианофициновые гранулы и др. Половой процесс отсутствует. Некоторые представители способны к анаэробному фотосинтезу без выделения кислорода, при этом в качестве донора электронов они используют сероводород, молекулярный водород, органические соединения. Такие организмы, например, *Oscillatoria limnetica* - факультативно окисляющие фототрофы, при достаточном освещении в анаэробных условиях (зимой) использующие в качестве донора электронов сульфид и выделяющие серу, а с обогащением воды кислородом (весной) переходящие к окисленному фотосинтезу.

ОТДЕЛ СИНЕ-ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ - *CYANOPHYTA*

К этому отделу относятся одноклеточные коккоидные, пальмеллоидные, колониальные, нитчатые и гетеротрихальные водоросли, окрашенные различно в зависимости от сочетания пигментов. Основным фотосинтезирующим пигментом является хлорофилл *a*. Дополнительные пигменты: каротиноиды, синие пигменты фикоцианин и аллофикоцианин, а также красный фикоэритрин.

Клетка имеет типичное для прокариотических организмов строение, то есть лишена ядра. Она состоит из двух частей - протопласта и оболочки (рис. 36).

Протопласт ограничен от клеточной оболочки плазмалеммой и дифференцируется на прозрачную центроплазму и окрашенную периферическую хроматоплазму. Резкой границы между ними нет. В центроплазме локализована ДНК в виде кольцевой хромосомы. Для ДНК характерно отсутствие гистонов, что свойственно всем прокариотическим организмам. В хроматоплазме находятся все остальные компоненты клетки, наибольший объём её занимают фотосинтезирующие структуры - тилакоиды, представляющие собой вытянутые плоские образования, в мембраны которых встроены молекулы хлорофилла и каротиноидов. Добавочные пигменты (фикоцианин, аллофикоцианин и фикоэритрин) локализованы на поверхности мембран в форме гранул - фикобилисом. В хроматоплазме также находятся рибосомы и включения, содержащие продукты запаса - цианофицированный крахмал, близкий по составу к гликогену (волютин), цианофицированные гранулы, содержащие соединения азота, полифосфатные тела (соединения фосфора), карбоксисомы, содержащие фермент Рубиско.

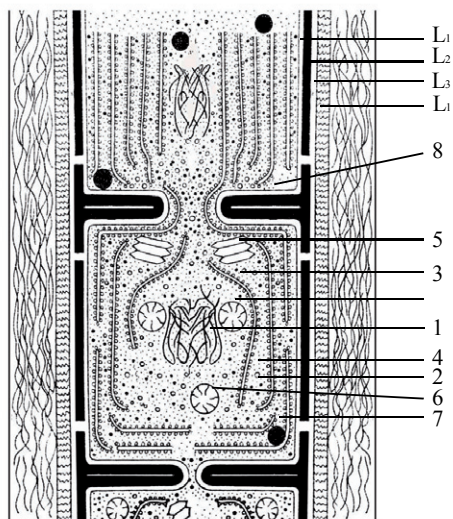


Рис. 36. Схема строения клетки Сине-зелёных водорослей на примере нитчатой водоросли *Lyngbia*: L1 - L4 - слои клеточной стенки; 1 - ДНК; 2 - рибосомы; 3 - тилакоид с фикобилисомами; 4 - гликоген; 5 - вакуоль; 6 - цианофциновая гранула; 7 - волотути; 8 - септа.

компонентом клеточной стенки бактерий, он состоит из сети параллельных полисахаридных цепей, построенных из дисахаридов, связанных многочисленными пептидными поперечными связями). Кнаружи от него располагается электронно-прозрачный слой L3 и мембраноподобный слой L4. Эти слои образованы углеводами и в отличие от слоя L2 гибкие и пластичные. В клеточной стенке имеются отверстия - поры, через которые содержимое может совершать обмен веществ с внешней средой. У нитчатых форм поры между соседними клетками соединяют их содержимое, здесь соединяются цитоплазматические мембраны и протопласты. Эти цитоплазматические тяжи называются плазмодесмами. Микроскопические поры имеются и в боковых стенках клеток. Считается, что они служат для выделения слизи.

Многие представители Сине-зелёных водорослей поверх клеточной стенки образуют слизистый чехол, у нитчатых форм заключающий всю нить. Слизь предохраняет клетки от высыхания и принимает участие в процессе скользящего движения.

Деление клетки Сине-зелёных водорослей начинается с возникновения кольцевой складки в центральной части, образованной цитоплазматической мембраной и внутренними слоями клеточной стенки (L1 и L2). Складка разрастается в центростремительном направлении (от периферии к центру), образуя поперечную перегородку - септу. У нитчатых форм в центре септы остаётся плазмодесма. Перед делением клетки количество ДНК удваивается и после деления распределяется между дочерними клетками.

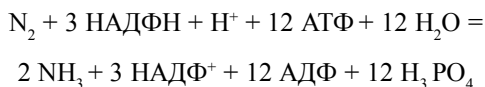
Многие нитчатые формы имеют в составе нитей особые клетки - гетероцисты. Они значительно крупнее обычных клеток за счёт образования дополнительных слоёв клеточной стенки. Кнаружи от четырёх слоёв L1 - L4 развиваются ещё три слоя - пластинчатый, гомогенный и фибриллярный (рис. 37). Содержимое гетероцисты

У многих представителей в хроматоплазме встречаются газовые вакуоли, состоящие из тесно упакованных одетых мембранами субъединиц. Они имеют форму полых цилиндрических трубок с коническими колпачками. Мембраны газовых вакуолей отличаются от типичной элементарной мембраны отсутствием липидов, они состоят только из белков.

Клеточная оболочка состоит из четырёх чётко разграниченных слоёв, обозначаемых L1, L2, L3, L4. Кнаружи от цитоплазматической мембраны расположен электронно-прозрачный слой L1, за которым следует электронно-плотный слой L2, состоящий из муреина, определяющего прочность клетки (муреин также является основным

отличается от содержимого обычной клетки. В ней протопласт не подразделяется на центроплазму и хроматоплазму, нет волютина и цианофицированных гранул. В цитоплазме имеются рибосомы, плотно упакованные мембраны и фибриллы ДНК. С соседними клетками гетероциста общается через поровый канал, имеющий "пробку".

Гетероцисты играют роль в вегетативном размножении - по ним происходит распад нитей на отдельные участки (гормогонии), из которых вырастают новые талломы. В гетероцистах также происходит процесс фиксации атмосферного азота, выражающийся реакцией:



Процесс осуществляется с помощью фермента нитрогеназы, который чувствителен к кислороду и подавляется им. Толстые стенки гетероцисты препятствуют проникновению в неё кислорода из окружающей среды, кислород и азот попадают сюда из соседних клеток через микроплазмодесмы. В гетероцистах отсутствует фотосистема II, включая фикобилисомы, поэтому при фотолизе воды кислород не образуется, в то же время функционирует фотосистема I, и энергия света запасается в форме АТФ, которая используется затем для восстановления азота. Некоторые Сине-зелёные водоросли способны к фиксации атмосферного азота и без гетероцист. У таких организмов днём происходит фотосинтез, а ночью – фиксация азота.

Для перенесения неблагоприятных условий многие Сине-зелёные водоросли образуют споры - акинеты. Это более крупные клетки, чем обычные вегетативные. При их образовании утолщается муреиновый слой L2 и образуется толстая обвёртка, изолирующая клетки друг от друга. В зрелых спорах большое количество запасных питательных веществ, особенно цианофициновых гранул. Споры могут выдерживать длительное высыхание (гербарные образцы *Nostoc* прорастали более чем через 100 лет после сбора), каждая прорастает в новую особь, освобождаясь через разрыв обвёртки.

Половой процесс у Сине-зелёных водорослей отсутствует.

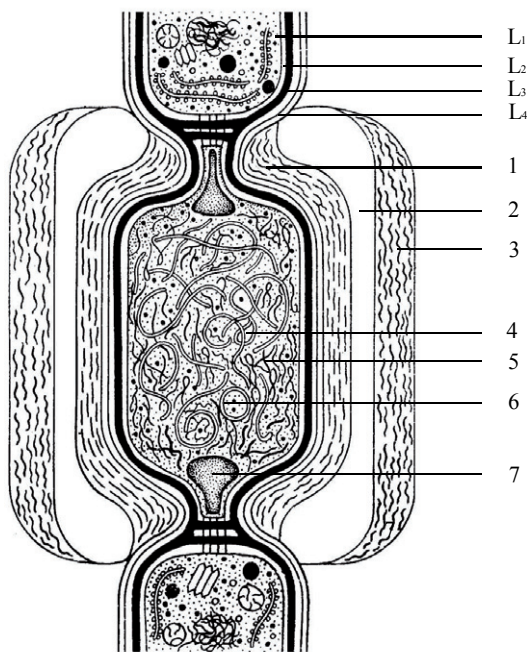


Рис. 37. Схема строения гетероцисты: L1 - L4 - слои клеточной стенки; 1 - пластинчатый слой; 2 - гомогенный слой; 3 - фибриллярный слой; 4 - мембраны; 5 - рибосомы; 7 - пробка.

Размножение осуществляется путём деления клетки пополам, у некоторых - посредством мелких клеток - гонидий, образующихся внутри материнской клетки - эндоспор, или отшнуровывающихся от верхушки материнской клетки - экзоспор. Подавляющее большинство нитчатых водорослей размножается с помощью гормогониев, получающихся при распаде нитей на отдельные участки. Гормогонии способны к активному движению, поэтому служат не только для размножения, но и для расселения видов.

Некоторые нитчатые, реже одноклеточные Сине-зелёные водоросли способны к движению. Наиболее распространённый способ – скольжение по твёрдому субстрату. Скольжение часто сопровождается вращением нити. Считалось, что движение осуществляется за счёт выделения слизи через поры в клеточной стенке. Наиболее распространённая точка зрения на механизм скольжения связана с наличием белковых микрофибрилл, расположенных снаружи от муреинового слоя по спирали вокруг клетки. Волна распространяется вдоль фибрилл и приводит к вращательному движению вперёд всего организма посредством трения между фибриллами и субстратом. Вращательное движение осуществляется только у Осцилляториеподобных, другие перемещаются без вращения.

Сине-зелёные водоросли распространены повсюду. Они обычны в пресных водах, в планктоне и бентосе стоячих и медленно текущих вод, в солоноватых и солёных водоёмах. Они важные компоненты морского фитопланктона. Их можно найти в горячих источниках и артезианских колодцах, на поверхности снега и влажных скал, на почве и в её толще, в симбиозе с другими организмами.

Сине-зелёные водоросли играют существенную роль в природе. Это наиболее древние организмы с окисленным фотосинтезом, появившиеся на земле примерно 3 млрд. лет назад и превратившие бескислородную атмосферу земли в кислородную. Они играют ключевую роль в водных экосистемах. В открытом океане большая часть суммарной фотосинтетической продукции (20%) приходится на пикопланктон, состоящий в основном из одноклеточных коккоидных водорослей. Обладая способностью к фиксации азота, Сине-зелёные водоросли принимают активное участие в его круговороте в природе. Многие способны селиться на бесплодных субстратах и участвуют в процессе формирования первичных почв.

Некоторые представители съедобны, виды родов *Nostoc* и *Spirulina* используются как пищевые добавки. Есть токсичные виды, являющиеся причиной гибели животных в жаркие летние месяцы при массовом развитии в водоёмах.

Сине-зелёные водоросли насчитывают 1500-2000 видов и подразделяются на три класса:

- класс Хроококковидные - *Chroococcopsida* (*Chroococcophyceae*)
- класс Хамесифоновидные - *Chamaesiphonopsida* (*Chamaesiphonophyceae*)
- класс Гормогониевидные - *Hormogoniopsida* (*Hormogoniophyceae*)

КЛАСС ХРООКОККОВИДНЫЕ - CHROOCOCCOPSIDA

Сюда входят одноклеточные и колониальные организмы, клетки которых не дифференцированы на основание и вершину. Если после деления клетки не расходятся, то возникают слизистые колонии, форма которых зависит от того, как делятся клетки - в двух или во многих направлениях. В первом случае возникают плоские колонии, во втором - объёмные.

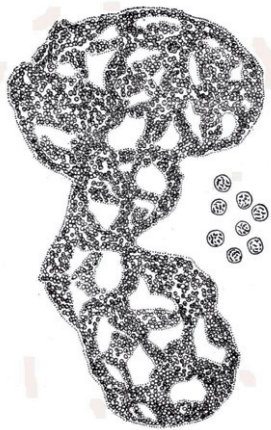


Рис. 38. *Microcystis sp.* Общий вид колонии и отдельные клетки

Род Микроцистис (*Microcystis sp.*, рис. 38) широко распространён в пресноводном фитопланктоне.

Характеризуется объёмными сферическими или неправильной формы колониями, образованными шаровидными клетками, делящимися во всех направлениях. Виды этого рода - важнейшие продуценты органического вещества в стоячих водоёмах и корм для микрофауны.

Род Глеокапса (*Gleocapsa sp.*, рис.39) характеризуется шаровидными клетками, при делении которых сохраняются общие слизистые оболочки.

В результате ряда таких делений образуется сложная система вставленных друг в друга слизистых оболочек, заключающих клетки.

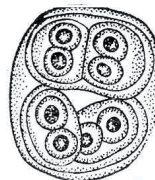


Рис.39. *Gleocapsa sp.* Общий вид колонии

Виды рода обитают в воде и на суше - на влажных камнях, стенах, скалах, образуя налёты и корочки.

КЛАСС ХАМЕСИФОНОВИДНЫЕ - *CHAMAESIPHONOPSIDA*

К этому классу относятся одноклеточные водоросли, дифференцированные на вершину и основание, которым они прикрепляются к субстрату, а также нитчатые формы, клетки которых не связаны друг с другом плазмодесмами. Размножаются помощи эндоспор и экзоспор.

Род Дермокарпа (*Dermocarpa sp.*, рис. 40,1) представлен пресноводными и морскими видами, клетки которых имеют шаровидную, яйцевидную или булавовидную форму. Размножаются эндоспорами, которые образуются при делении протопласта в трёх направлениях в количестве от четырёх до многих. Споры освобождаются при разрыве стенки клетки на верхушке или при ослизнении всей стенки.

Род Хамесифон (*Chamaesiphon sp.*, рис. 40,2) содержит виды, имеющие продолговатые клетки, при размножении отшнуровывающие на вершине мелкие сферические экзоспоры, отпадающие по мере образования. Таким же способом размножается и Энтофизалис (*Entophysalis sp.*, рис. 41).

КЛАСС ГОРМОГОНИЕВИДНЫЕ - *HORMOGONIOPSIDA*

Нитчатые водоросли, клетки которых сообщаются при помощи плазмодесм. Нити с гетероцистами или без них, размножение в основном при помощи гормогониев, реже при помощи спор. Класс включает от 12 до 31 порядка. Наиболее широко распространены

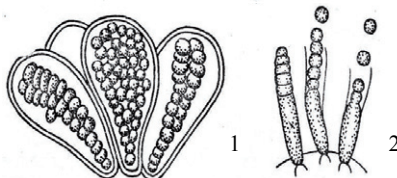


Рис. 40. 1. *Dermocarpa sp.*: образование эндоспор; 2. *Chamaesiphon sp.*: образование экзоспор

представители трёх порядков - Осцилляториеподобные (*Oscillatoriales*), Ностокоподобные (*Nostocales*) и Стигонемоподобные (*Stigonematales*).

Порядок Осцилляториеподобные - *Oscillatoriales*

Объединяет нитчатые неветвящиеся гомотипные формы (без гетероцист).

Виды рода Осциллятория (*Oscillatoria*, рис. 42, 1-3) часто образуют сине-зелёные плёнки на влажной земле, подводных предметах, стенках аквариумов, или плавают в виде толстых кожистых лепёшек на поверхности стоячих водоёмов. Клетки нити имеют цилиндрическую форму, кроме верхушечных, которые по форме отличаются от остальных. Нити способны к колебательному движению, сопровождающемуся вращением

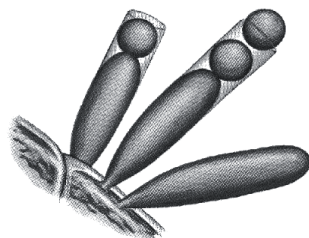


Рис. 41. *Entophysalis* sp.: образование экзоспор

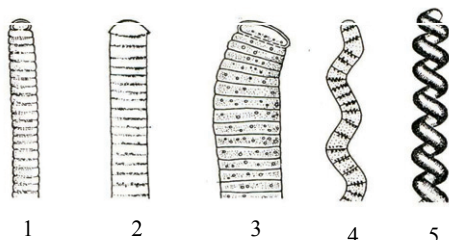


Рис. 42. Осцилляториеподобные: 1 - *Oscillatoria sancta*; 2 - *O. limosa*; 3 - *O. princeps*; 4 - *Spirulina jenneri*; 5 - *S. major*.

вокруг оси и перемещением в пространстве. Размножение при помощи подвижных гормогониев.

Нити видов рода Спирулина (*Spirulina*, рис. 42, 4-5) скручены в правильную спираль. Некоторые виды, например, *Spirulina maxima*, содержат много протеинов (60-70%) и с древних времён используются в пищу

населением некоторых районов Африки. Тропический вид *Spirulina pratensis* в настоящее время культивируется.

Порядок Ностокоподобные - *Nostocales*

В порядок входят виды, имеющие неветвящийся нитчатый таллом с гетероцистами. Некоторые представители обладают ложным ветвлением, которое возникает при прорыве стенки слизистого чехла делящимися

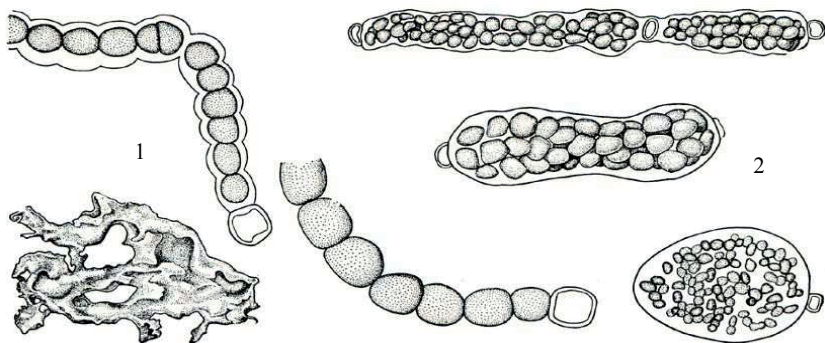


Рис. 43. 1 - *Nostoc commune*, колония и отдельные нити; 2 - *Nostoc punctiforme*, колонии разного строения.



Рис. 44. *Anabaena variabilis*. Нити с гетероцистой и спорами

клетками и образованием боковой ветви.

Водоросли рода Носток (*Nostoc*) широко распространены в воде и на суше. Колонии их имеют разные размеры, форму и консистенцию. Носток обыкновенный (*Nostoc commune*, рис. 43,1) встречается на почве и на камнях, образуя значительные скопления, в сухом состоянии чёрного цвета, во влажном - чёрно-оливково-зелёные. Колонии Ностока сливовидного (*Nostoc pruniforme*) шаровидные или эллипсоидные, диаметром 1-8 см, внутри жидкие, сверху кожистые, распространены в водоёмах в зоне умеренного климата. В умеренной зоне одним из самых распространённых является *Nostoc punctiforme* (рис. 43,2), обладающий плотными колониями с трудноразличимыми нитями. Обитает в стоячих водах, на камнях и на почве, а также в лишайниках в виде симбионта.

Род Анабена (*Anabaena variabilis*, рис. 44) представлен видами, имеющими одиночные или собранные в неправильные скопления нити, встречающимися как в бентосе, так и в планктоне. Размножение гормогониями, но большинство видов имеют споры, обычно резко отличающиеся от обычных клеток по форме и размерам.

У видов рода Ривулярия (*Rivularia*, рис. 45) нити асимметричные, с базальной гетероцистой, утончающиеся от основания к вершине и часто заканчивающиеся бесцветным волоском. Нити собраны в колонию, окружены общей слизью и расходятся от центра по радиусам. К концу вегетации все нити образуют споры.

Порядок Стигонемоподобные - *Stigonematales*

Представители порядка характеризуются настоящим ветвлением, образуя однорядные или многорядные нити с интеркалярными или латеральными гетероцистами.

Род Хапалосифон (*Hapalosiphon*) характеризуется однорядными главными и боковыми нитями и интеркалярными гетероцистами. Наиболее распространённым видом является *Hapalosiphon fontinalis* (рис. 46,1), встречающийся в торфяных болотах и горячих источниках.

Род Стигонема (*Stigonema*) отличается многорядными главной и боковыми нитями и латеральными гетероцистами. Виды рода обитают преимущественно на суше, образуя тёмно-коричневые подушкообразные или корковидные дерновинки. *Stigonema informe* (рис. 46,2)

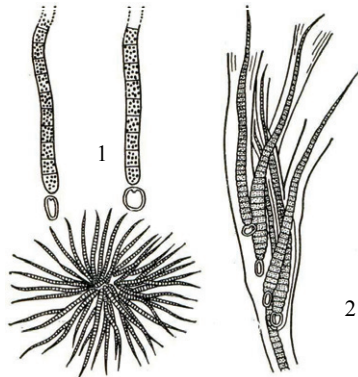


Рис. 45. 1 - *Rivularia planctonica*, Колония и части отдельных нитей с базальными гетероцистами; 2 - *R. coadunata*, верхняя часть кустика из полушаровидной колонии

встречается на влажных скалах, на пнях.

Филогенетические связи Сине-зелёных водорослей представлены на рисунке 47. От исходных одноклеточных, не одетых оболочками форм в самостоятельных направлениях эволюционировали Хроококковые (*Chroococcopsida*) и Хамесифоновые (*Chamaesiphonopsida*).

Параллельно в результате неполного (незавершенного) деления клеток могли возникнуть первичные осцилляториеподобные гомоцитные формы, от которых эволюция пошла по трем основным путям: один из них привел к становлению современных Осцилляториеподобных (*Oscillatoriales*) водорослей, два других, направленных в сторону разделения функций между клетками первичного нитчатого таллома, привели к современным Ностокоподобным (*Nostocales*) и Стигонемоподобным (*Stigonematales*) водорослям, имеющим гетероцисты.

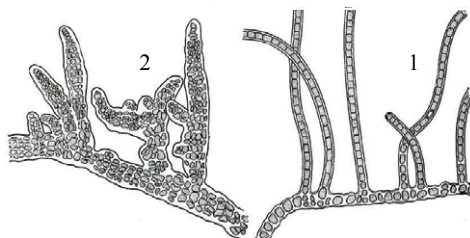


Рис. 46. 1 - *Hapalosiphon fontinalis*; 2 - *Stigonema informe*. Части талломов.



Рис. 47. Схема наиболее вероятных филогенетических отношений Сине-зелёных водорослей.

ПОДЦАРСТВО КРАСНЫЕ РАСТЕНИЯ - *RHODOPHYTAE*

Эукариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основные - хлорофиллы *a* и *d*, дополнительные – фикоцианин, фикоэритрин и др. Жгутики отсутствуют. Хроматофоры одноламеллярные. Продукты запаса - хлоридозид и багрянковый крахмал. Половой процесс – оогамия.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ - *RHODOPHYTA*

Красные водоросли, или багрянки, обитают преимущественно в морях, лишь немногие представители (около 200 видов) встречаются в пресных водоёмах. Это обширная группа растений, насчитывающая около от 2500 до 6000 видов.

Характерной особенностью является особый набор пигментов. В хроматофорах содержатся: хлорофиллы *a* и *d* (по другим сведениям – только хлорофилл *a*); каротиноиды - каротин, зеаксантин, антраксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин; пигменты-фикобилины - фикоцианин, фикоэритрин, аллофикоцианин. Кроме того, сами хроматофоры имеют специфическое строение: тилакоиды в матриксе хроматофора располагаются поодиночке, на их поверхности локализованы фикобилисомы (как у Сине-зелёных водорослей). От соотношения пигментов варьирует окраска водорослей - от малиново-красной (преобладание фикоэритрина) до голубовато-стальной (преобладание фикоцианина). Запасным продуктом является "багрянковый крахмал", откладывающийся в цитоплазме, отличающийся от крахмала, близкий к амилопектину и гликогену. Митохондрии с плоскими кристами.

Багрянки обладают сложным, не встречающимся у других водорослей циклом развития, своеобразным строением гаметангиев, отсутствием жгутиковых стадий (споры и гаметы лишены жгутиков).

Представители отдела в подавляющем большинстве крупные растения, достигающие в длину от нескольких сантиметров до метра, но среди них немало микроскопических одноклеточных и колониальных форм.

Строение таллома высокоорганизованного Красных водорослей в большинстве случаев псевдопаренхиматозное, возникающее за счёт

переплетения боковых ветвей либо одной оси (одноосевое строение), неограниченно нарастающей с помощью верхушечной клетки, либо многих осей (многоосевое строение). Каждая нить растёт за счёт апикальной клетки и отклоняет в бок веточки ограниченного роста. Клетка Красных водорослей одета целлюлозной оболочкой, пектиновые и гемицеллюлозные компоненты

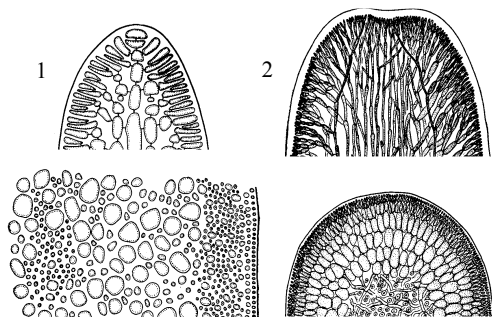


Рис. 48. 1 - одноосевой таллом; 2 - многоосевой таллом.

которой сильно набухают и сливаются в общую слизь мягкой или хрящеватой консистенции. Окончательное формирование таллома происходит за счёт образования на его поверхности коры из клеток, соединённых единой оболочкой, часто пропитанной известью (рис. 48).

Для Красных водорослей характерен ацентрический полукрытый тип митоза, при котором ядерная оболочка не разрушается, хотя она перфорирована крупными порами, полюса веретена деления широкие и здесь образуются отверстия. В поздней телофазе между ядрами закладывается вакуоль, цитокинез идёт за счёт впячивания цитоплазматической мембраны и на месте вакуоли формируется септальная пора. Поровые соединения бывают первичными и вторичными. Первичные формируются между двумя клетками при делении, а вторичные – при слиянии двух клеток. В поре с помощью ЭПС образуется так называемая пробочка, заполненная белковым содержимым и имеющая полисахаридные шапочки. Различают 7 типов поровых пробочек и этот признак имеет систематическое значение для выделения порядков.

Более примитивные Красные водоросли имеют коккоидный таллом или колониальный, представляющий собой бесформенное скопление клеток, соединённых общей слизью. Кроме того, встречаются гетеротрихальные и пластинчатые талломы. Все многоклеточные талломы прикрепляются к субстрату при помощи ризоидов.

Бесполое размножение осуществляется при помощи неподвижных спор. У низкоорганизованных представителей это моноспоры, формирующиеся в клетке в результате превращения всего протопласта. После выхода из материнской клетки они способны к амёбoidalному движению. Высокоорганизованные представители размножаются тетраспорами, формирующимися по четыре в тетраспорангиях, образующихся на концах боковых веточек ограниченного роста (рис. 49,1). У некоторых видов тетраспорангии развиваются в специальных образованиях - нематетциях, состоящих из вертикальных клеточных нитей, берущих начало от поверхностных коровых клеток и имеющих вид небольших подушечек. Тетраспорангии развиваются среди нитей нематетия, тесно окружённые ими (рис. 49, 2). Реже тетраспорангии образуются в более сложных структурах - концептакулах (рис. 49,3), представляющих собой продолговатые тела с кувшинообразной камерой внутри, на дне которой располагаются группы тетраспорангиев.

Половой процесс у всех Красных водорослей оогамный (кроме одноклеточных и колониальных, у которых половой процесс отсутствует). Гаметы лишены жгутиков, мужские носят особое название - спермации. Они выбрасываются наружу и пассивно переносятся токами воды.

Спермации образуются в клетках, носящих название сперматангии (антеридии). В каждой сперматангии образуется по одному спермацию. У большинства видов сперматангии собраны в группы - сорусы, которые у

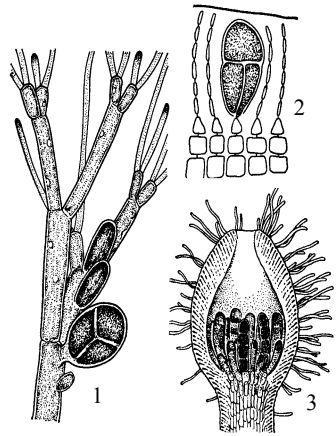


Рис. 49. Тетраспорангии: 1 - конечные; 2 - в нематетии; 3 - в концептакуле.

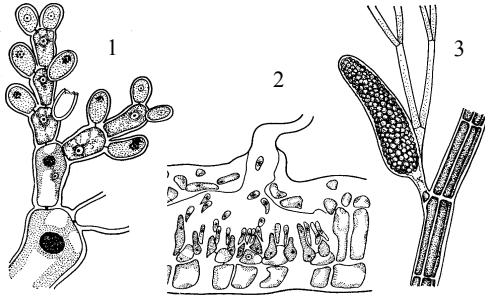


Рис. 50. Сперматангии: 1 - конечные; 2 - в концептакуле; 3 - сорус

состоящем из нижней расширенной части - брюшка, заключающего яйцеклетку, и длинного трубчатого выроста - трихогины (рис. 51). Карпогон обычно развивается на особой короткой карпогонииальной ветви. У водорослей с плотным слоевищем карпогон оказывается погружённым, а трихогина выступает над поверхностью.

Трихогина является структурой, улавливающей пассивно переносимые водой сперматии. Сперматий, соприкасаясь с трихогиной, прилипает к ней, оболочки в месте контакта растворяются и ядро сперматия перетекает в полость трихогины. Передвигаясь по ней, оно попадает в брюшко и сливается с ядром яйцеклетки. После оплодотворения карпогон отделяется от трихогины перегородкой и она отмирает.

Развитие зиготы у разных групп Красных водорослей осуществляется по-разному. У наиболее примитивных (класс Бангиевидные) зигота делится митозом с образованием от 4 до 32 клеток - карпоспор, представляющих собой голые, лишённые жгутиков клетки, изредка обнаруживающие амёбоидное движение. Из карпоспор вырастает спорофит.

У более высоко организованных водорослей (класс Флоридиевидные) из оплодотворённого карпогона развивается система коротких нитей - гонимобласт, каждая нить которого на конце образует крупную клетку - карпоспорангий, в котором формируется карпоспора. Гонимобласт вместе с карпоспорами является спорофитом первого порядка, или карпоспорофитом. То есть на этом этапе развития формируется дибрионт, где на гаметофите развивается столько спорофитов первого порядка, сколько оказалось оплодотворённых карпогонов.

У многих порядков этого класса гонимобласт развивается не непосредственно из брюшка оплодотворённого карпогона, а из особых ауксиллярных клеток, расположенных рядом с карпогоном или удалённых от него, имеющих крупные размеры и богатые запасными питательными

форм с нитчатым талломом имеют вид густых пучков шаровидной формы, расположенных у вершины боковых ветвей, а у форм с псевдопаренхиматозным талломом сорусы располагаются на его поверхности в виде подушковидных образований (рис. 50).

Яйцеклетки формируются в особом органе - карпогоне (оогонии),

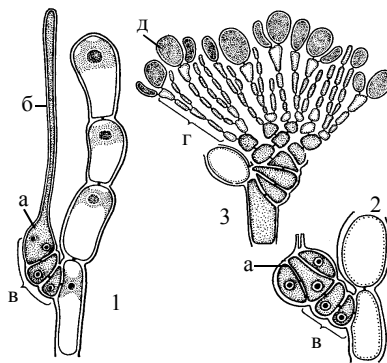


Рис. 51. 1 - карпогонная ветвь; 2-3 - развитие гонимобласта; а - карпогон; б - трихогина; в - карпогонная ветвь; г - нити гонимобласта; д - карпоспора

веществами. В этом случае из карпогона отрастают соединительные, или ообластемные нити, достигающие ауксиллярной клетки и проникающие в неё. Здесь диплоидное ядро делится на две части и образуется две диплоидные клетки. Из одной развивается карпоспорофит, а из второй - ообластемная нить, растущая в сторону следующей ауксиллярной клетки. Таким образом, на гаметофите из одного оплодотворённого карпогона развивается столько спорофитов первого порядка, сколько образовалось ауксиллярных клеток. У наиболее высокоорганизованных Флоридиевидных ауксиллярные клетки образуются только после оплодотворения и располагаются рядом с карпогоном. В этом случае ообластемная нить не образуется, а ауксиллярная клетка сливается с брюшком карпогона, после чего формируется гонимобласт с карпоспорами.

Попавшая в благоприятные условия карпоспора прорастает и образует спорофит второго порядка - тетраспорофит. У некоторых водорослей он морфологически не отличается от гаметофита (*Polysiphonia*). В большинстве же случаев слоевище спорофита сильно редуцировано и отличается от гаметофита по строению. На нём формируются тетраспорангии, в которых развиваются гаплоидные тетраспоры, дающие начало гаметофиту. Таким образом, в цикле развития Красных водорослей существует три генерации - гаметофит, карпоспорофит и тетраспорофит. Первые две генерации образуют дибрионт, тетраспорофит - свободноживущий организм.

Благодаря дополнительным красным пигментам, представители отдела могут расти на значительных глубинах (100-200 м) при наличии подходящего грунта и хорошей прозрачности воды. Чаще всего заросли водорослей встречаются на глубинах 20-40 м, они обильно представлены на литорали, некоторые приспособились к жизни в зоне заплесков и брызг, есть небольшое число наземных обитателей. Многие растут как эпифиты на других водорослях, в том числе и Красных. Среди эпифитов встречаются и облигатные формы, например, *Polysiphonia lanosa*, которая обитает на бурой водоросли *Ascophyllum*. При прорастании тетраспоры образуется ризоид, который закрепляется в тканях хозяина, переваривая клетки с помощью ферментов.

Немало среди Красных водорослей паразитов и полупаразитов. Распространён адельфопаразитизм, когда паразит и хозяин находятся в близкородственных отношениях. Адельфопаразиты легче устанавливают вторичные поровые соединения с клетками хозяина, что позволяет переносить питательные вещества. Известны и аллопаразиты, не имеющие родственных отношений с хозяином.

Красные водоросли широко используются человеком в хозяйстве и в быту, в качестве пищевых продуктов в мире используют некоторые виды *Bangia*, *Porphyra*, *Dermonema*, *Gigartina* и др. Многие виды используются в качестве источника агара, имеющего большое значение в микробиологических исследованиях для приготовления питательных сред. Агар также используют в пищевой промышленности для получения мармелада, джема, майонезов, консервирования мяса и рыбы, применяют для лечения ожогов, изготовления капсул для лекарственных препаратов.

Систематически Красные водоросли делятся на пять классов:

Класс Цианидиевидные - *Cyanidiopsida* (*Cyanidiophyceae*)

Класс Роделловидные - *Rhodellopsida* (*Rhodellophyceae*)

Класс Компсопогоновидные - *Compsopogonopsida* (*Compsopogonophyceae*)

Класс Бангиевидные - *Bangiopsida* (*Bangiophyceae*)

Класс Флоридиевидные - *Florideopsida* (*Florideophyceae*)

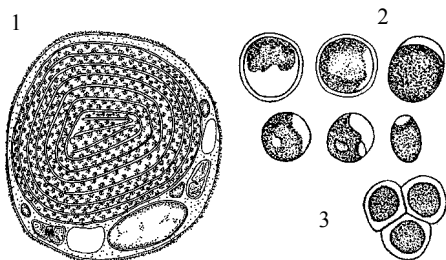


Рис. 52. *Cyanidium caldarium*: 1 - строение клетки; 2 - отдельные клетки; 3 - образование автоспора.

КЛАСС ЦИАНИДИЕВИДНЫЕ - *CYANIDIOPSISIDA*

К классу относятся одноклеточные водоросли, имеющие толстую белковую клеточную стенку. Аппарат Гольджи связан с эндоплазматической сетью. Размножение при помощи эндоспор. Водоросли обитают в экстремальных условиях – в горячих серных источниках и вулканических кальдерах с pH от 0,5 до 3 и температурой до 56°C. Некоторые способны к гетеротрофному питанию. Класс монотипный, содержит один порядок.

Порядок Цианидиеподобные – *Cyanidiales*

Характеристика порядка совпадает с характеристикой класса. Наиболее известен род Цианидиум (*Cyanidium caldarium*, рис. 52). При изучении хлоропластного генома *C. caldarium* показано, что это один из самых древних хлоропластных геномов. В нём обнаружено несколько уникальных генов, пять из которых отвечают за синтез клеточной стенки и за термоустойчивость хроматофора. Два гена играют роль в стабилизации фотосинтеза к солевым стрессам.

КЛАСС РОДЕЛЛОВИДНЫЕ – *RHODELLOPSIDA*

Одноклеточные и колониальные представители с различной морфологией пластид: хроматофоры могут быть звёздчатыми с пиреноидом; чашевидными с пиреноидом, но без периферического тилакоида; дисковидными без пиреноидов. Аппарат Гольджи связан с ЭПС, митохондриями и ядром.

Порядок Порфиридиеподобные - *Porphyridiales*

Включает одноклеточные и колониальные водоросли. Наиболее известная одноклеточная водоросль Порфиридиум (*Porphyridium sp.*, рис. 53). Клетки имеют округлую форму и собраны в слизистые колонии, покрывающие в виде кроваво-красных плёнок почву и влажные стены. Размножается делением клеток пополам. Иногда наблюдается образование моноспор, при этом протопласт округляется и покидает материнскую клетку.

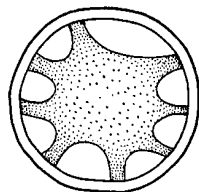


Рис. 53. *Porphyridium sp.*

Порядок Гониотрихоподобные - *Goniotrichales*

Представлен нитчатыми водорослями, таллом которых состоит из однорядных нитей, для которых характерно ложное ветвление. Размножение при помощи моноспор, половой процесс отсутствует. Типичным представителем является Гониотрихиум (*Goniotrichium sp.*, рис. 54).

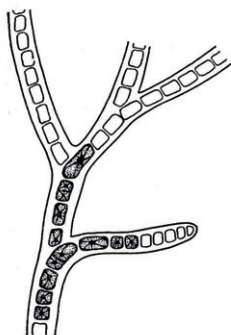


Рис. 54. *Goniotrichum* sp.

КЛАСС КОМПСОПОГОНОВИДНЫЕ – *COMPSOPOGONOPSIDA*

Отличительными особенностями класса являются: моноспорангии и сперматангии обычно отделяются косой перегородкой от материнской вегетативной клетки; Аппарат Гольджи связан с ЭПС; имеется опоясывающий тилакоид; карпоспорофит слабо развит.

Порядок Родохетоподобные – *Rhodochaetales*

Монотипный порядок с одним родом Родохете (*Rhodochaete* sp., рис. 55). Таллом водорослям. Рост апикальный. Хроматофоры париеальные, дисковидные или лентовидные. Цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций, спорофит способен к самовозобновлению с помощью моноспор. На верхушках нитей образуются спорангии иного типа, где происходит мейоз и образуются мейоспоры, прорастающие в гаметофит. После оплодотворения образуется так называемая «протокарпоспорофитная» генерация, состоящая из двух клеток, одна из которых формирует карпоспорангий, образующий одну карпоспору. Этот порядок важен для понимания эволюции Красных водорослей, так как объединяет такие черты, как нитчатый таллом, апикальный рост, примитивный трёхфазный и слегка гетероморфный цикл развития и простейший тип поровых пробок.

Порядок Компсопогоноподобные – *Compsopogonales*

Представители порядка имеют гетеротрихальный таллом, нити которого дифференцированы на однорядную ось и мелкоклеточную кору. Хроматофоры париеальные, лентовидные, без пиреноидов. Виды рода Компсопогон (*Compsopogon* sp., рис. 56) распространены в пресных водах тропиков, встречаются в аквариумной

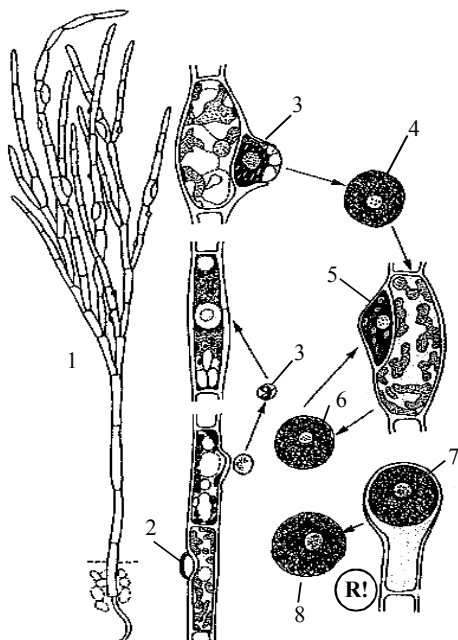


Рис. 55 *Rhodochaete* sp.: 1 - внешний вид; 2 - сперматангий; 3 - карпоспорангий; 4 - карпоспора; 5 - моноспорангий; 6 - моноспора; 7 - мейоспорангий; 8 - мейоспора

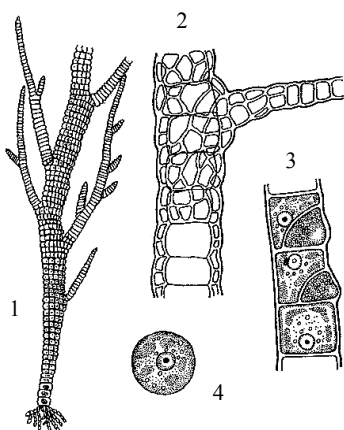


Рис. 56. *Compsopogon sp.*: 1 - внешний вид; 2 - часть таллома; 3 - нить с моноспорангиями; 4 - моноспора

и оранжерейной культуре. Слоевище достигает нескольких см длины, имеет вид разветвлённого кустика, голубого, сине-зелёного или фиолетового цвета. При размножении моноспорангии отчленяются косо идущей перегородкой от любой клетки таллома. В них образуется по одной моноспоре, которая освобождается через разрыв в стенке спорангия и прорастает в новый таллом.

КЛАСС БАНГИЕВИДНЫЕ - *BANGIOPSIDA*

Класс объединяет многоклеточные формы паренхимного строения. Гаметы образуются в обычных вегетативных клетках. Зигота делится многократно и

образует карпоспоры, так что карпоспорофита, как такового, не образуется. Бесполое размножение осуществляется моноспорами. Большинство представителей класса - морские формы, распространены в прибрежной полосе всех морей, особенно умеренных широт.

Порядок Бангиеподобные - *Bangiales*

Представители порядка встречаются главным образом в морях. Виды рода Порфира (*Porphyra sp.*, рис. 57) распространены в прибрежной (литоральной) зоне северных и южных морей. Листовидный таллом Порфиры сложен одним, реже двумя слоями клеток и достигает в длину 50 см, прикрепляется к субстрату основанием, образующим небольшой стебелёк и подошву из ризоидов. Этот таллом является гаметофитом. При образовании мужских гамет клетки таллома делятся во взаимно перпендикулярных плоскостях и каждая образует по одному спермацию, которые освобождаются во внешнюю среду при набухании интерцеллюлярной (межклеточной) слизи.

Карпогоны незначительно отличаются от вегетативных клеток, на них образуется небольшое выпячивание, возвышающееся над поверхностью таллома и улавливающее спермации. Типичная трихогина отсутствует. После оплодотворения зигота делится митотически и образует до 32 диплоидных карпоспор, которые освобождаются так же, как спермации. Таким образом, стадия карпоспорофита здесь отсутствует, ей соответствует совокупность карпоспор, из которых развиваются нитчатые талломы, образующие на раковинах моллюсков красные пятна. Эта стадия долгое время считалась

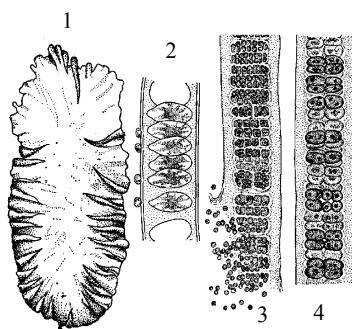


Рис. 57. *Porphyra sp.*: 1 - внешний вид; 2 - таллом с карпогонами; 3 - таллом с сперматангиями; 4 - таллом с карпоспорами.

самостоятельным видом Конхоцелис розовый (*Conchocelis rosea*), который на самом деле является тетраспорифитом Порфиры, образующим моноспоры, из которых вырастает листовидный гаметофит.

КЛАСС ФЛОРИДИОВИДНЫЕ - *FLORIDEOPSIDA*

Включает водоросли, имеющие псевдопаренхиматозный таллом. Половое размножение свойственно всем представителям, но может отсутствовать как результат редукции цикла развития. Гаметангии хорошо развиты, карпогоны с типичной трихогиной. Из зиготы образуется гонимобласт, у многих представителей развивающийся при помощи ауксиллярных клеток. Подавляющее большинство видов - типичные морские обитатели, распространённые во всех морях земного шара.

Класс делится на шесть порядков, отличающихся особенностями развития зиготы и строения ауксиллярной системы. Наиболее ярко морфологические формы выражены у представителей четырёх порядков - Немалионоподобных (*Nemalionales*), Криптонемиеподобных (*Cryptonemiales*), Пальмариеподобных (*Palmariales*) и Церамиеподобных (*Ceramiales*).

Порядок Немалионоподобные - *Nemalionales*

Для представителей порядка характерно отсутствие ауксиллярных клеток и развитие гонимобласта непосредственно из оплодотворённого карпогона. Порядок представлен в основном морскими водорослями, но встречаются и пресноводные виды.

Виды рода Леманея (*Lemanea sp.*, рис. 58) встречаются в быстротекущих речках с холодной водой. Таллом имеет щетинковидную форму с узловатыми вздутиями и достигает 15 см длины и 1 мм толщины. По оси таллома проходит одна нить из вытянутых бесцветных клеток, от верхней части каждой из которых отходит мутовка из четырёх расходящихся по радиусу ветвей. От их концов отходят ветви второго порядка, которые в свою очередь многократно ветвятся и конечные разветвления срастаются в многослойную кору. Антеридии образуются группами на поверхности коры. Брюшко карпогона находится около внутренней поверхности коры, а трихогина прорывает кору и выходит наружу. После оплодотворения из брюшка карпогона формируются нити гонимобласта, врастающие в полость таллома. Тетраспорифит нитчатый, состоит из приблизительно 20 клеток, его верхушечные клетки делятся редукционно и образуют моноспоры, прорастающие на спорофите в гаметофит. Таким образом

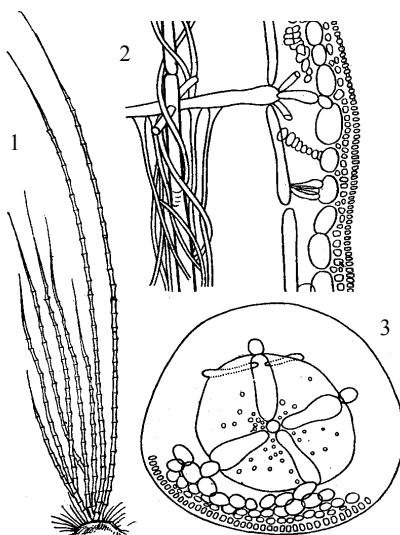


Рис. 58. *Lemanea sp.*: 1 - внешний вид; 2 - часть продольного разреза; 3 - поперечный разрез

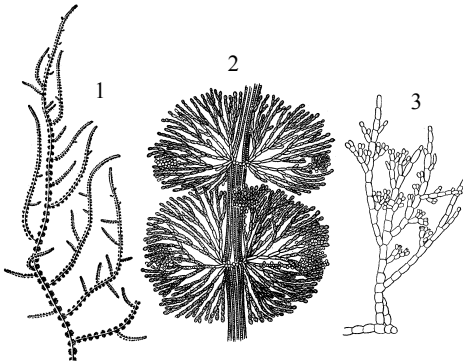


Рис. 59. *Batrachospermum* sp.: 1 - внешний вид; 2 - часть таллома; 3 - тетраспорофит

базальная часть Леманеи диплоидна, гаметофит живёт на спорофите второго порядка и когда формируется карпоспорофит, вся эта совокупность генераций является трибионтом (тетраспорофит, гаметофит, карпоспорофит). Представители рода Батрахоспермум (*Batrachospermum* sp., рис. 59) распространены в реках с чистой водой и озёрах. Таллом состоит из центральной однорядной оси, разветвлённой моноподиально или псевдодихотомически. Основные ветви покрыты пучками коротких веточек ограниченного роста, расположенных мутовками, дающих начало кортикальным (коровым) нитям, растущим вдоль главной оси и образующих многослойную обвёртку. Клетки коровых нитей дают начало вторичным мутовкам боковых ветвей, врастающих между первичными. На боковых ветвях (ассимиляторах) образуются гаметангии. После оплодотворения из брюшка карпогона вырастают ветвящиеся нити гонимобласта, конечные клетки которых образуют карпоспоры, собранные в тесную группу - цистокарпий. Из карпоспор развивается тетраспорофит, состоящий из системы горизонтальных и вертикальных нитей. Эта стадия была описана под родовым названием Шантрансия (*Chantransia*), размножающаяся при помощи моноспор. При благоприятных условиях из верхушечных клеток, в которых произошло редукционное деление, развивается гаметофит Батрахоспермума.

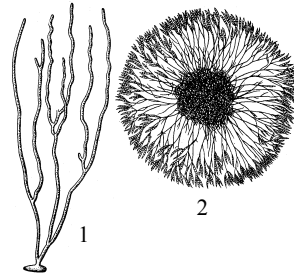


Рис. 60. *Nematium* sp.: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез

Таллом видов рода Немалион (*Nematium* sp., рис. 60) построен по многоосевому типу. Центральная часть таллома занята пучком продольных нитей, состоящих из вытянутых бесцветных клеток, от которых радиально расходятся обильно ветвящиеся нити-ассимиляторы, соединённые слизью мягкой консистенции. Гаметангии образуются на ассимиляторах.

Порядок Криптонемиеподобные - *Cryptonemiales*

Ауксиллярные клетки имеются и они формируются до оплодотворения карпогона и рассеяны по таллону. Из карпогона после образования зиготы к ауксиллярным клеткам растут ообластемные нити. После слияния ауксиллярной клетки и клетки ообластемной нити возникает гонимобласт и формируется карпоспорофит, а ообластемная нить растёт в сторону следующей ауксиллярной клетки, где также формируется гонимобласт, дающий второй карпоспорофит и т.д. Таким образом, у представителей порядка из одного оплодотворённого карпогона формируется большое количество карпоспорофитов.

Род Платома (*Platoma* sp., рис. 61) представлен видами, слоевище

которых имеет фонтанное (пучковое, многоосевое) строение. При прорастании споры вначале формируется базальная подушка из плотно соединённых нитей, из неё вырастают вертикальные нити группами по 4-6, растущие одним пучком, скреплённые слизью. Пучки боковых ветвей располагаются рыхло и соединяются посредством слизи. Карпогонная ветвь возникает на одной из нижних клеток ветвей укороченного роста. Областемные нити вырастают прямо из карпогона и соединяются с ауксиллярной клеткой соседнего узла. Гонимобласты имеют обёртки и расположены между ассимиляционными нитями.

Виды рода *Corallina* (*Corallina sp.*, рис. 62) распространены во всех морях, особенно в тропиках. Таллом обычно плоский, ветвящийся, ветви состоят из сильно пропитанных известью члеников, соединённых между собой сочленениями с малым содержанием извести, что придаёт таллосу гибкость. Центральная часть таллома построена по многоосевому типу. Гаметофиты раздельнополые, гаметангии и тетраспорангии формируются на концах ветвей в концептакулах.

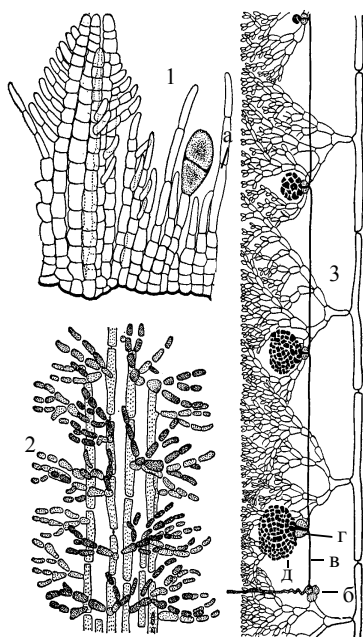


Рис. 61. *Platoma sp.*: 1 - тетраспорифит; 2 - часть таллома гаметофита; 3 - развитие гонимобласта. а - тетраспорангий; б - карпогонная ветвь; в - областемная нить; г - ауксиллярная клетка; д - гонимобласт

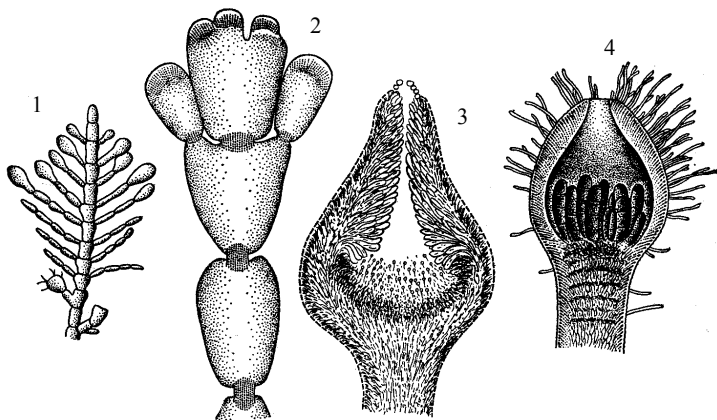


Рис. 62. *Corallina sp.*: 1 - внешний вид; 2 - членики с промежуточными сочленениями; 3 - концептакул с сперматангиями; 4 - концептакул с тетраспорангиями.

Порядок Пальмариеподобные – *Palmariales*

Для Пальмариеподобных характерны псевдопаренхиматозные талломы

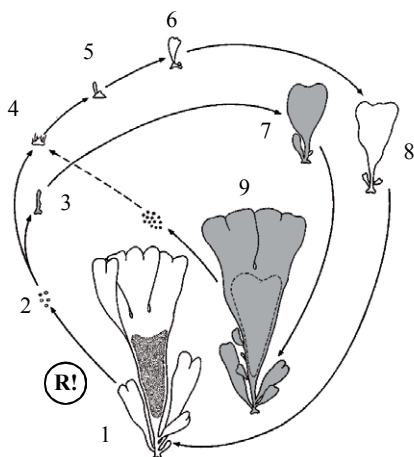


Рис. 63. Цикл развития *Palmaria palmata*: 1 - спорофит; 2 - тетраспоры; 3 - мужской гаметофит; 4 - женский гаметофит; 5-6 - спорофит на женском гаметофите; 7 - незрелый мужской гаметофит; 8 - незрелый спорофит; 9 - зрелый мужской гаметофит.

с многоосевым строением. Тетраспорангии крестообразные, способны к пролиферации (в оболочку пустого спорангия врастает новый), каждый формируется на клетке-ножке. Ауксиллярные клетки, специальная карпогонная ветвь и гонимокарп отсутствуют. У Пальмарии (*Palmaria palmata*, рис. 63) антитетический тип цикла развития, в котором гаметофиты раздельнополюе, спорофит и мужской гаметофит второго года жизни сходны морфологически. Женский гаметофит карликовый, дисковидный, на нём развивается тетраспорофит, т.е. эти две генерации образуют дибрионт.

Порядок Церамиеподобные – *Ceramiales*

Порядок характеризуется

наличием ауксиллярных клеток, которые образуются только после оплодотворения карпогона и в непосредственной близости от него. Карпогон вместе с ауксиллярными клетками образует прокарпий. Длинные областенные нити не образуются, брюшко карпогона или непосредственно сливается с ауксиллярной клеткой, или через короткие выросты.

Типичным родом является Полисифония (*Polysiphonia sp.*, рис. 64), виды которого распространены в северных и южных морях. Таллом имеет вид разветвлённого тёмно-малинового кустика. Центральная часть таллома состоит из тонких нитей, состоящих из клеток, отчленяющих периферические (перичентральные) клетки одинаковой формы и длины. Так формируется однослойная кора. Её клетки делятся многократно продольными перегородками и образуют вторичную кору. Карпогонные ветви и ауксиллярные клетки формируются в цистокарпиях, имеющих продолговатую форму с отверстием на вершине. Внутри же цистокарпиев формируется карпоспорофит и образуются карпоспоры. Из карпоспор вырастает спорофит, морфологически сходный с гаметофитом, образующим тетраспорангии из перичентральных клеток. Таким образом, цикл развития Полисифонии - антитетический с изоморфной сменой генераций и раздельнополюми гаметофитами.

Красные водоросли представляют собой естественную и древнюю группу растений, остатки которых известны из силура и девона. По характеру пигментов в хроматофорах и отсутствию подвижных стадий в цикле развития Красные водоросли сходны с Сине-зелеными. Но в то время, как у Сине-зеленых водорослей запасным продуктом является гликоген (отчасти волютин и цианофитин), у Красных водорослей образуется особый полисахарид - багрянковый крахмал,

окрашивающийся йодом в красно-бурый цвет. Пиреноиды у большинства красных водорослей не образуются.

Из трёх классов Цианиди-видные являются наиболее примитивными, не имеющими сложного цикла развития, но и среди других классов известны коккоидные формы (*Porphyridium*) и гетеротрихальные с ложным ветвлением (*Goniotrichium*), настоящим ветвлением (*Rhodochaete*) и образованием на гетеротрихальном талломе коры (*Compsopogon*). У карпогона Бангиевых еще не выработалась типичная форма, и он мало отличается от обычных вегетативных клеток. После оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится на карпоспоры. Класс Флоридиевидные представляет собой более эволюционировавшую группу с карпогоном, снабженным органом улавливания сперматозоидов - трихогиной.

В этом классе наиболее простым является порядок Немалионоподобные (*Nemalionales*), в котором встречаются нитчатые талломы (семейство Акрохетиевые - *Acrochetiaceae*), нет ауксиллярных клеток, и гонимобласты, на которых развиваются карпоспорангии, образуются непосредственно из брюшной части оплодотворенного карпогона. Криптонемиеподобные (*Criptonemiales*) представляют следующий шаг прогрессивной эволюции: они имеют ауксиллярные клетки, способствующие увеличению продукции карпоспор, так как образуется не один цистокарпий, а много - по числу ауксиллярных клеток. При разбросанных беспорядочно по таллому ауксиллярных клетках необходимы более или менее длинные ообластемные нити. Усложненный цикл развития имеется у представителей порядка *Palmariales*. Наивысшей ступени эволюции достигли Церамиепоподобные (*Ceramiales*), у которых имеется прокарпий и ауксиллярные клетки дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение. Непосредственное соседство карпогона и ауксиллярной клетки (клеток) в прокарпии облегчает образование цистокарпиев. Этот порядок наиболее богат видами.

Филогенетические отношения Красных водорослей (*Rhodophyta*) приведены на рисунке 65. Эволюция в пределах этого таксона шла от примитивных Роделловидных к Компсогоновидным и Бангиевидным с одной стороны, и к примитивным Флоридиевидным с другой - порядку Немалионоподобные, для которого, как и для Бангиеподобных, характерно размножение моноспорами. От Немалионоподобных путем усложнения процесса оплодотворения эволюция привела к Криптонемиеподобным, у которых возникают ауксиллярные клетки,

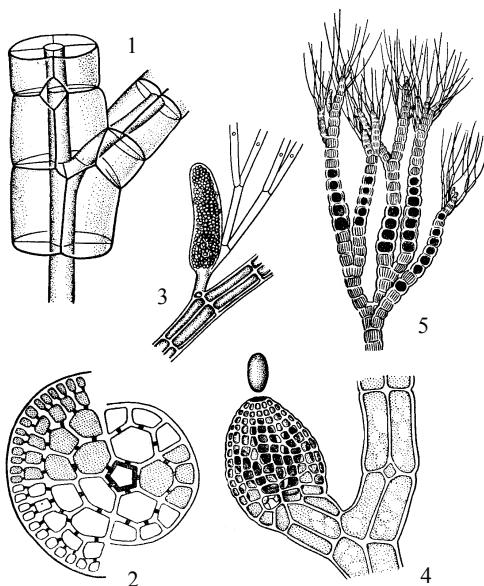


Рис. 64. *Polysiphonia* sp. 1 - часть ветви с однослойной корой; 2 - разрез ветви с многослойной корой; 3 - сперматангии; 4 - цистокарпии; 5 - тетраспорифит

которые, однако, еще мало дифференцированы и разбросаны по таллону без особого порядка. У Церамиеподобных дальнейший ход эволюции привел к тому, что ауксиллярные клетки оказались придвинутыми к карпогону, чем было обеспечено более надежное их слияние с его выростами. Обособленно в системе стоят Цианидиевидные.

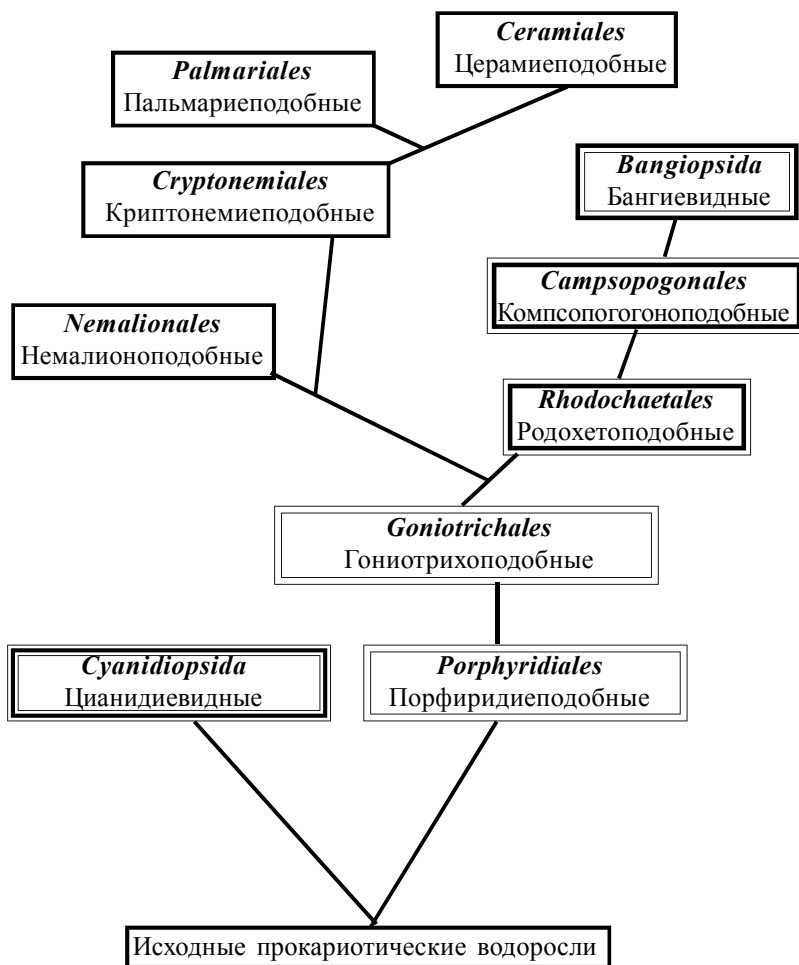


Рис. 65. Схема филогенетических отношений Красных водорослей

ПОДЦАРСТВО БУРЫЕ РАСТЕНИЯ - *PHAEOPHYTES*

Эукариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основные - хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные - фукоксантин, лютеин и некоторые другие. Жгутики обычно гетероморфные, гетероконтные и латеральные. Хроматофоры двух-трёхламеллярные. Продукты запаса - ламинарин, хризоламинарин, редко крахмал. Половой процесс – изогамия, гетерогамия, оогамия.

ОТДЕЛ ХРИЗООБРАЗНЫЕ – *CHRYSOPHYTES* (ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ)

Отдел представлен преимущественно микроскопическими водорослями, обитающими в пресных водах и морях всех климатических зон земного шара, но чаще встречаются в умеренных широтах. Развиваются обычно ранней весной, поздней осенью и зимой. Большинство видов – типичные представители планктона, некоторые живут в поверхностной плёнке натяжения воды (нейстон). Среди них много эпифитных форм, реже встречаются бентосные водоросли.

Набор фотосинтезирующих пигментов достаточно разнообразный. Основными являются хлорофиллы *a* и *c*. Дополнительные пигменты включают много каротиноидов, в том числе каротин и несколько ксантофиллов. Наиболее важные дополнительные пигменты – фукоксантин и виолаксантин. В зависимости от сочетания пигментов окраска клеток приобретает различные оттенки: от чисто золотисто-жёлтой до зеленовато-жёлтой и зеленовато-бурой. Продуктами ассимиляции являются хризоламинарин, масла, а также особый углевод лейкозин. Хроматофоры окрашены в жёлто-коричневый, жёлто-зелёный, золотистый цвета, имеют трёхламеллярную организацию. У большинства представителей имеется дополнительный периферический огибающий изнутри пластиду диск. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз в основном открытый, центром организации микротрубочек служит ризопласт (жгутиковый корень). Цитокinesis идёт с образованием борозды деления.

Большинство водорослей имеют микроскопические размеры. Таллом амёбидный, монадный, пальмеллоидный, коккоидный, нитчатый, разноритчатый и пластинчатый. Клеточная стенка отличается большим разнообразием. У простейших представителей отдела клетка покрыта тонким перипластом, позволяющим изменять форму клетки и образовывать выпячивания (псевдоподии) и осуществлять амёбидные движения. Другие водоросли имеют твёрдую целлюлозную оболочку, иногда сильно ослизняющуюся. Отдельную группу составляют водоросли, имеющие внутренний кремниевый скелет. У наиболее высокоорганизованных представителей клетка одета панцирем, состоящим из кремниевых чешуек, несущих иногда шипы, или же клетка заключена в целлюлозный «домик», через отверстия в котором выходят жгутики или псевдоподии. Жгутики расположены почти перпендикулярно друг к другу. Длинный жгутик направлен вперёд и несёт трёхчастные мастигономы, на которых располагаются короткие латеральные волоски. Второй жгутик короткий, гладкий, направлен назад, у некоторых видов покрыт органическими чешуйками, у его основания располагается парабазальное вздутие, иногда второй жгутик редуцирован. Стигма располагается в хроматофоре и ориентирована на парабазальное вздутие.

У некоторых представителей есть стрекательные структуры –

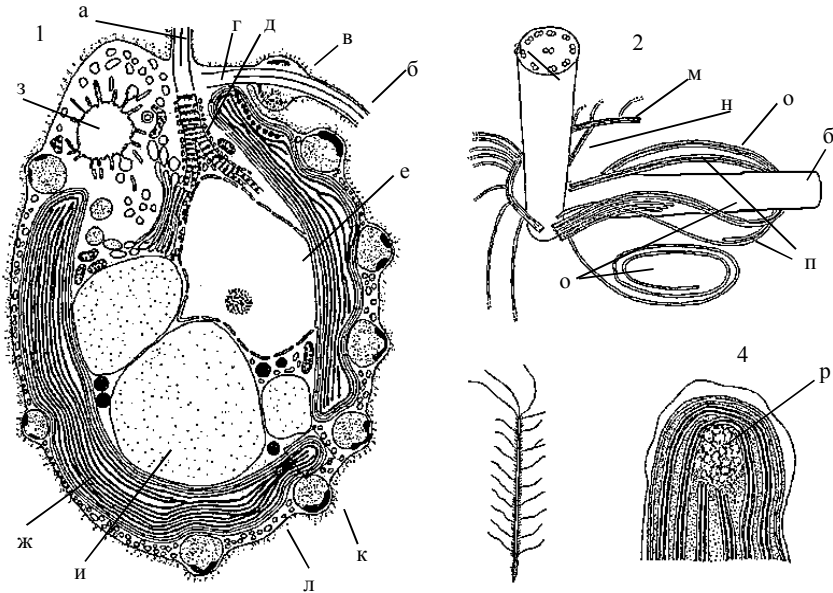


Рис. 66. Схема строения клетки: 1 - общее строение; 2 - корешковая система; 3 - трёхчастная мастигонема; 4 - часть хроматофора: а - длинный жгутик; б - короткий жгутик; в - базальное вздутие; г - базальное тело; д - ризопласт; е - ядро; ж - пульсирующая вакуоль; и - пульсирующая вакуоль; к - слизистое тело; л - слизь; м - первый корешок; н - второй корешок; о - третий корешок; п - четвёртый корешок; р - хроматофорный нуклеоид

дискоболоциты. В клетках многих видов имеется пульсирующие вакуоли.

Размножаются Золотистые водоросли простым делением клетки, а также путём распада колоний или многоклеточного таллома на отдельные части. Наблюдается также размножение при помощи одножгутиковых или двужгутиковых зооспор, реже автоспор. Известен также половой процесс – хологамия и изогамия, в результате которого образуются цисты, одетые в кремнистые оболочки, разнообразно скульптурированные, имеющие пору, замкнутую особой пробкой. Эти структуры переносят неблагоприятные условия.

При неблагоприятных условиях или в результате полового процесса формируются стоматоцисты, покрытые кремнезёмной оболочкой, которая может быть гладкой или нести различные скульптурные образования – шипы, бородавки, кольца, морщины. В цисте имеется пора, которая замыкается полисахаридной пробочкой. При прорастании цисты пробочка растворяется и протопласт цисты выходит в виде монады или амёбы.

Многие представители являются миксотрофами, т.е., имея пластиды, способны поглощать растворённые органические соединения, а также пищевые частицы. Питание части видов зависит от условий окружающей среды или клеточного состояния. Среди золотистых водорослей широко представлена фаготрофия, они поглощают бактерии, дрожжи, небольшие эукариотические водоросли и пищевые частички. Способность к фаготрофии связана со жгутиками, которые удерживают пищевую частичку и переносят её в корзинообразную структуру, которая образуется на поверхности клетки при участии микротрубочковых корешков короткого жгутика. После попадания пищи в эту корзину, она

опускается в клетку в виде пищевой вакуоли.

Значение Золотистых водорослей определяется созданием первичной продукции в водоёмах, они служат пищей для планктонных животных, в том числе и рыб. Большую роль они играют в улучшении газового режима водоёмов. Многие из них – индикаторы на чистую воду. В то же время, при массовом развитии некоторых видов происходит «цветение» воды и ухудшение её питьевых и технических качеств.

Отмирая и падая на дно водоёма, Золотистые водоросли принимают участие в образовании сапропеля – органического ила.

Систематика отдела окончательно не установлена. В некоторых системах этот отдел рассматривается в ранге класса, входящего в отдел *Ochrophyta*. В других системах внутри отдела выделяется пять классов, имеющих разные типы организации таллома. Нами принимается система отдела, включающего 6 классов, из которых *Pelagophyceae*, *Pedinellophyceae*, *Bolidophyceae* далее не рассматриваются.

Класс Хризовидные - *Chrysopsida* (*Chrysophyceae*)

Класс Синуровидные - *Synuropsida* (*Synurophyceae*)

Класс Диктиоховидные - *Dictyochopsida* (*Dictyochophyceae*)

КЛАСС ХРИЗОВИДНЫЕ - *CHRYSOPSIDA*

К этому классу относятся водоросли с монадным талломом, имеющим один или два жгутика, в последнем случае гетероконтных и гетероморфных. Строение клетки типично для представителей отдела (рис. 66). Кроме одиночных форм имеются колониальные. Класс отличается большим разнообразием и делится на четыре порядка: Охромонадоподобные (*Ochromonadales*), Хромулиноподобные (*Chromulinales*), Гиббердиеподобные (*Hibberdiales*) и Гидрурусоподобные (*Hydrurales*).

Жгутиковые формы многих классов водорослей зоологи относят к животному царству и помещают их в составе общего класса жгутиконосцев в пределы типа Простейшие (*Protozoa*). Основанием этого служит то обстоятельство, что многие из них факультативно способны к гетеротрофному питанию, а некоторые полностью утратили способность к фотосинтезу и являются облигатными гетеротрофами. Но наличие у подавляющего числа видов хлоропластов и способность к фотосинтезу, а также других, типично растительных структур в организации тела (пальмеллоидной, коккоидной, нитчатой), позволяют считать их растительными организмами.

Порядок Охромонадоподобные – *Ochromonadales*

К этому порядку относятся голые формы с двумя неравными жгутиками. Третий микротрубочковый корешок образует петлю под коротким жгутиком.

Род Охромонас (*Ochromonas sp.*, рис. 67) включает одноклеточные, окрашенные в золотистый цвет монады с двумя гетероморфными жгутиками. Клетки одеты тонкой плазмалеммой. На переднем конце клетки имеется сократительная вакуоль и глазок, на заднем конце – вакуоль с хризоламирином. В клетках также видны непереваренные частички пищи (клетки водорослей). Размножается

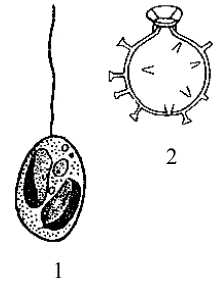


Рис. 67. *Ochromonas sp.* 1 - внешний вид; 2 - циста

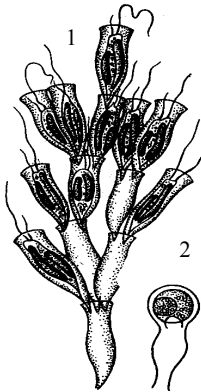


Рис. 68. *Dinobryon* sp.: 1 - внешний вид; 2 - циста

вегетативно, борозда деления начинается у переднего конца клетки между двумя парами жгутиковых оснований. Представители рода предпочитают олиготрофные пресные воды, но имеются морские виды.

Виды рода Динобрион (*Dinobryon* sp., рис.68) также обитают в планктоне и бентосе пресноводных водоёмов с чистой водой. Клетки колонии образуют прозрачный целлюлозный «домик», внутри которого прикрепляются при помощи сократительных стебельков. Из широкого устья «домика» выставляются два неравных жгутика. При размножении дочерние клетки выползают из «домика», прикрепляются к его поверхности, делятся и формируют новый «домик». Так образуются нежные древовидные колонии. После полового процесса зигота превращается в стоматоцисту.

Порядок Хромулиноподобные - *Chromulinales*

К этому порядку относятся организмы с монадным, пальмеллоидным и амебоидным типами дифференциации таллома. Монадные клетки с одним видимым в световой микроскоп жгутиком.

Типичным представителем порядка является Хризамёба лучистая (*Chrysamoeba radians*, рис. 69), обитающая в планктоне рек, озёр, торфяных болот, прудов. Таллом водоросли может находиться в двух состояниях – амебоидном и монадном. В амебоидной форме клетка имеет зачаточный жгутик и передвигается по субстрату при помощи псевдоподий. При переходе в монадную стадию клетка прекращает движение, втягивает псевдоподии, увеличивается в размерах и становится шаровидной или яйцевидной. Жгутик увеличивается в размерах и становится органом передвижения, при этом клетка из бентосного обитания переходит в планктон.

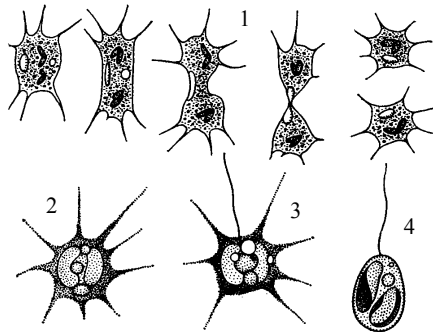


Рис. 69. *Chrysamoeba radians*: 1 - стадии деления клетки; 2 - ризоподиальное состояние; 3 - клетка с зачаточным жгутиком; 4 - монадная стадия

Размножение вегетативное, путём деления клетки надвое. Деление происходит во время амебоидной стадии и протекает довольно быстро в течение 5-15 минут, при этом образуются скопления, включающие до 20 особей, которые вскоре расползаются в разные стороны и живут самостоятельно.

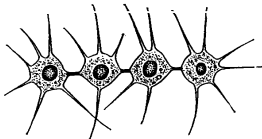


Рис. 70. *Chrsidiastrum catenatum*

У колониальных форм при вегетативном размножении клетки не расходятся, а остаются соединёнными в колонии в виде цепочки (*Chrsidiastrum catenatum*, рис. 70). Некоторые виды имеют сетчатые

колонии, отдельные клетки которой имеют «домики» (*Heliopsis mutabilis*, рис. 71).

Плазмодиальные формы представлены монотипным родом Миксохризис, единственный вид которого представляет собой голый протопласт с многочисленными ядрами и хлоропластами (*Myxochrysis paradoxa*, рис. 72). Это свободно живущая в пресных водоёмах крупная многоядерная «амёба», окружённая толстой коричневой обвёрткой, в которой отлагаются железо и известь. При неблагоприятных условиях всё содержимое такого плазмодия превращается в многочисленные цисты, из которых потом выходят зооспоры. Вскоре они утрачивают жгутики, становятся амёбоидными и сливаются друг с другом с образованием многоядерного плазмодия.

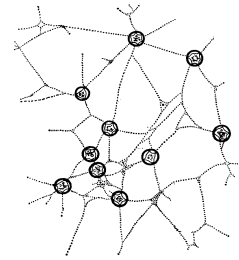


Рис. 71. *Heliopsis mutabilis*



Рис. 72. *Myxochrysis paradoxa*

Представители рода Хромулина (*Chromulina*) обитают в пресных водах и морях. Клетка одета перипластом и способна изменять форму и иногда образовывать псевдоподии, имеет два неравных жгутика, один из которых у некоторых видов редуцирован и находится в карманообразном впячивании клетки.

Хромулина Розанова (*Chromulina rosanoffii*, рис. 73) обитает в водоёмах со стоячей водой, в нейстоне. При её массовом развитии вода окрашивается в жёлто-коричневый цвет. Клетки не превышают размеров 10 мкм, на 1 мм² может находиться около 23 000 клеток.

Размножается путём прямого деления клетки. В конце вегетации возникают кремнистые, тонкостенные цисты, которые высовываются над поверхностью воды благодаря несмачиваемости оболочек и погружены в воду только нижней частью, где находится пора. При прорастании цисты из неё выходит 1-4 зооспоры, вырастающие до размеров взрослого организма.

Хромулина Розанова (*Chromulina rosanoffii*, рис. 73) обитает в водоёмах со стоячей водой, в нейстоне. При её массовом развитии вода окрашивается в жёлто-коричневый цвет. Клетки не превышают размеров 10 мкм, на 1 мм² может находиться около 23 000 клеток.

Порядок Гиббердиеподобные - *Hibberdiales*

Монотипный таксон, содержащий один вид – Гиббердия большая (*Hibberdia magna*, рис. 74). Он имеет две фазы в онтогенезе – колониальную пальмеллоидную неподвижную и одноклеточную монадную подвижную. При световой микроскопии у монадной фазы виден только один жгутик. К особенностям строения жгутикового аппарата относится расположение под тупым углом базальных тел и то, что микротрубочковые корешки не формируют петлю под вторым жгутиком. Отличительной особенностью является наличие помимо фукоксантина ещё одного дополнительного светособирающего каратиноидного пигмента – антераксантина.

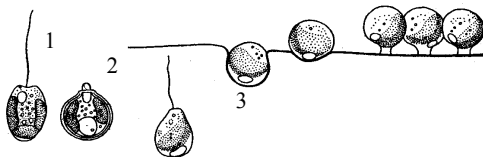


Рис. 73. *Chromulina rosanoffii*: 1 - внешний вид; 2 - циста; 3 - схема образования плёнки из цист

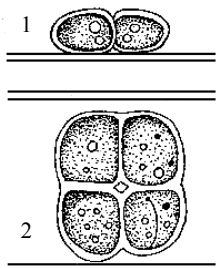


Рис. 74. *Hibberdia magna*: 1 - вид сбоку; 2 - вид сверху

Порядок Гидруросоподобные - *Hydrurales*

Представители порядка имеют пальмеллоидный прикрепленный или свободно плавающий таллом, состоящий из неподвижных клеток, объединенных общей слизью. Для порядка характерно наличие уникальных зооспор тетраэдрической формы, которая поддерживается скелетом из микротрубочек, производных первого корешка. Жгутиковые корешки не образуют петлю под вторым жгутиком. На длинном переднем жгутике отсутствуют трёхчастные мастигонемы, а короткий задний лишён центральных микротрубочек. Фоторецептор отсутствует, митоз полузакрытый.

Типичным представителем порядка является Гидрурус вонючий (*Hydrurus foetidus*, рис. 75), обитающий в быстротекущих холодных родниковых или талых водах. Колонии Гидруруса состоят из перистых тяжей и достигают длины 30 см. Клетки плотно расположены по периферии и рыхло в центре, в кончике каждого ответвления имеется только одна клетка, за счёт которой осуществляется рост оси и каждого ответвления. Размножение при помощи одножгутиковых зооспор тетраэдрической формы. Цисты шаровидные, с экваториальным утолщением в виде кольца.

КЛАСС СИНУРОВИДНЫЕ - *SYNUROPSIDA*

Представители класса – одноклеточные или колониальные формы (рис. 76). Клетка имеет два жгутика, направленных вперёд, на мастигонемах отсутствуют латеральные волоски. Более короткий и гладкий жгутик расположен почти параллельно длинному перистому, один или оба жгутика покрыты мелкими органическими чешуйками. Базальные тела жгутиков расположены параллельно и соединены тремя исчерченными фибриллярными полосками. Хроматофор покрыт четырьмя мембранами, ламеллы трёхтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. Глазок отсутствует. Наиболее важные дополнительные пигменты – фукоксантин и виолаксантин. Запасной продукт хризоламинин откладывается вне хлоропласта. Митохондрии с трубчатыми кристами. Клетки покрыты панцирем из кремнезёмных чешуек. Они расположены черепицеобразно и по спирали.

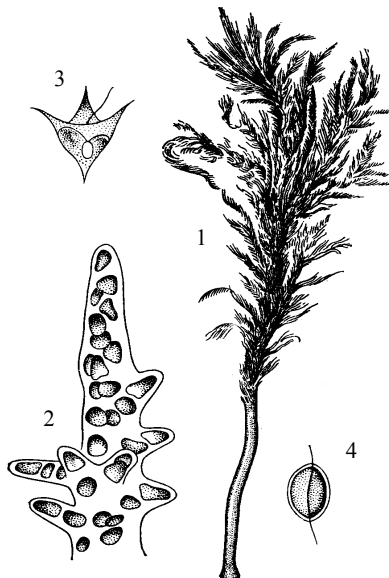


Рис. 75. *Hydrurus foetidus*: 1 - внешний вид колонии; 2 - конечный участок таллома; 3 - зооспора; 4 - циста

Чешуйки формируются в особых уплощённых пузырьках, продуцируемых аппаратом Гольджи. Чешуйки сцементированы органическим веществом в панцирь. При делении клеток дочерние получают половину чешуек, вторую половину они достраивают заново. Размножение преимущественно вегетативное, описан и половой процесс. Цикл развития гаплонтный с зиготической редукцией.

Все представители класса – пресноводные планктонные фототрофы, где они являются важными компонентами пищевых цепей.

Класс включает один порядок, насчитывающий 6 родов.

Порядок Синуроподобные - *Synurales*

Колониальные планктонные формы характерны для видов рода Синура (*Synura sp.*, рис. 77), встречающихся в стоячих водоёмах и текущих водах. Составляющие колонию клетки соединены в центре колонии оттянутыми задними концами оболочек, на переднем конце находятся два неравных жгутика, один из которых, более короткий, обращён назад. Поверхность пектиновых оболочек покрыта очень мелкими кремневыми чешуйками. Клетки в пределах колонии размножаются продольным делением. Достигая определённых размеров, колония делится. Отдельные клетки также могут покидать колонию и образовывать новую. Часто во всех клетках колонии возникают цисты.

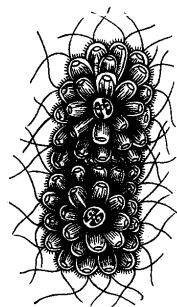


Рис. 77. *Synura sp.* - делящаяся колония

В планктоне чистых холодных вод встречаются виды рода Малломонас (*Mallomonas denticulata*, рис. 78), монадные клетки которых имеют панцирь из окремневевших чешуек, расположенных черепицеобразно и по спирали на пектиновой основе. У многих видов чешуйки несут длинные кремневые иглы. Короткий жгутик не выходит за пределы тела. Для ряда представителей описан половой процесс – хологамия.

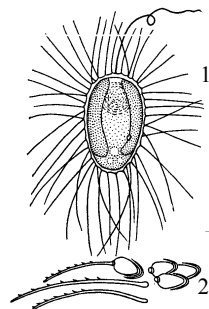


Рис. 78. *Mallomonas denticulata*: 1 - внешний вид; 2 - чешуйки и иглы

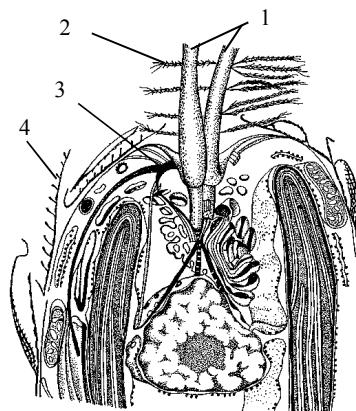


Рис. 76. Схема строения передней части клетки: 1 - жгутики; 2 - мастигонема; 3 - микротрубочковый корешок; 4 - чешуйка

КЛАСС ДИКТИХОВИДНЫЕ - *DICTYOCHOPSIDA*

Одноклеточные монадные организмы с внутренним кремневым скелетом. На длинном жгутике расположены трёхчастные мастигонемы, второй жгутик сильно редуцирован. В переходной зоне отсутствует переходная спираль. Для хроматофоров характерно отсутствие

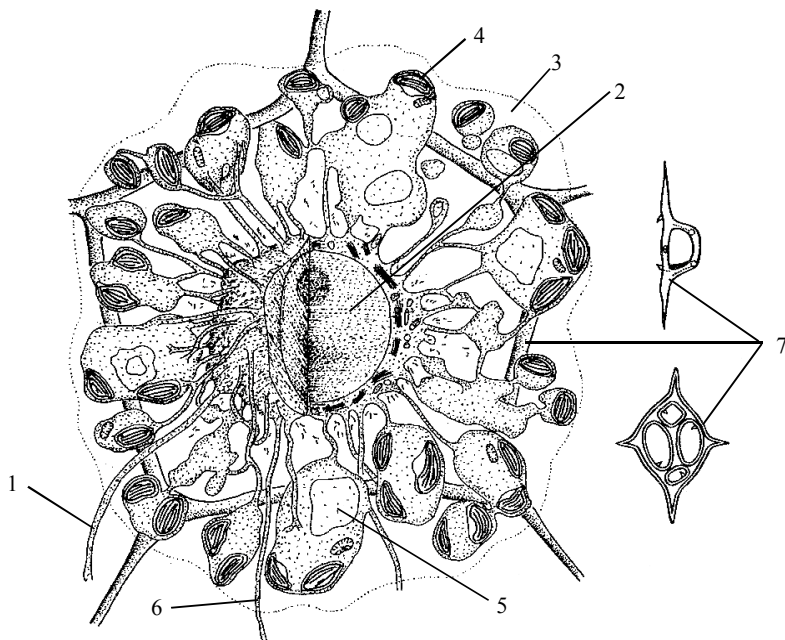


Рис. 79. *Dictyocha fibula*: 1 - жгутик; 2 - ядро; 3 - наружная обвёртка; 5 - вакуоль; 6 - псевдоподия; 7 - кремниевый скелет

соединения внешней мембраны ядра с наружной мембраной хлоропластной ЭПС. Митохондрии с трубчатыми кристами. Глазок отсутствует. Из дополнительных пигментов имеется фукоксантин. Клетка покрыта только плазмалеммой, половой процесс неизвестен. Представители класса обитают в планктоне морей.

Класс монотипный, представлен одним порядком, включающим один род с тремя видами.

Порядок Диктиохоподобные - *Dictyochales (Silicoflagellatales)*

Монадные водоросли, имеющие кремниевый скелет, состоящий из трубчатых перекладин. Оболочки у клеток нет, поэтому её форма соответствует форме внутреннего скелета. У одного из широкораспространённых видов рода Диктиоха (*Dictyocha fibula*, рис. 79) лёгкий полый скелет состоит из базального кольца, от которого отходят радиально идущие выросты. Над базальным кольцом кверху поднимается апикальное образование. Жгутик отходит возле одного из выростов. Имеются тонкие псевдоподии. Размножение – простым делением.

В онтогенезе чередуются четыре фазы – голая одноядерная, скелетная, многоядерная и амёбовидная. Одноядерная голая стадия имеет вид сферических клеток, задний конец которых гладкий и несёт несколько щупалец. От апикального углубления отходит один видимый перистый жгутик. Второй жгутик гладкий, очень короткий, у него отсутствует центральная пара микротрубочек. Хроматофоры многочисленные, мелкие, часто выпячивают плазмалемму. Митохондрии многочисленные,

содержат длинные трубчатые кристы. В цитоплазме обычно содержатся эндосимбиотические бактерии. Одноядерная фаза переходит в скелетную, она является основной и широко распространённой формой в природе. Клетка имеет длинный жгутик, близкий по строению к голой стадии, и щупальца (псевдоподии). Короткий жгутик представлен лишь базальным телом. Значительно реже наблюдаются амебодная и многоядерная фазы.

По строению скелета ископаемых видов определяют геологический возраст пород.

Схема филогенетических связей Золотистых водорослей (*Chrysophyta*) приведена на рисунке 80. Внутри класса Хризовидных эволюция шла по пути усложнения таллома от амебодного и монадного (порядки Охромонадоподобные и Хромулиноподобные) к пальмеллоидному и псевдопаренхиматозному (порядки Гиббердиеподобные и Гидрурусоподобные). Наиболее близок к Хризовидным класс Синуровидные, отличающийся вперёд направленными жгутиками, корешковой системой, базальными вздутиями на каждом жгутике и некоторыми другими признаками. Обособленно в системе отдела стоит класс Диктиоховидные, который в некоторых системах сближается с Диатомовыми водорослями.

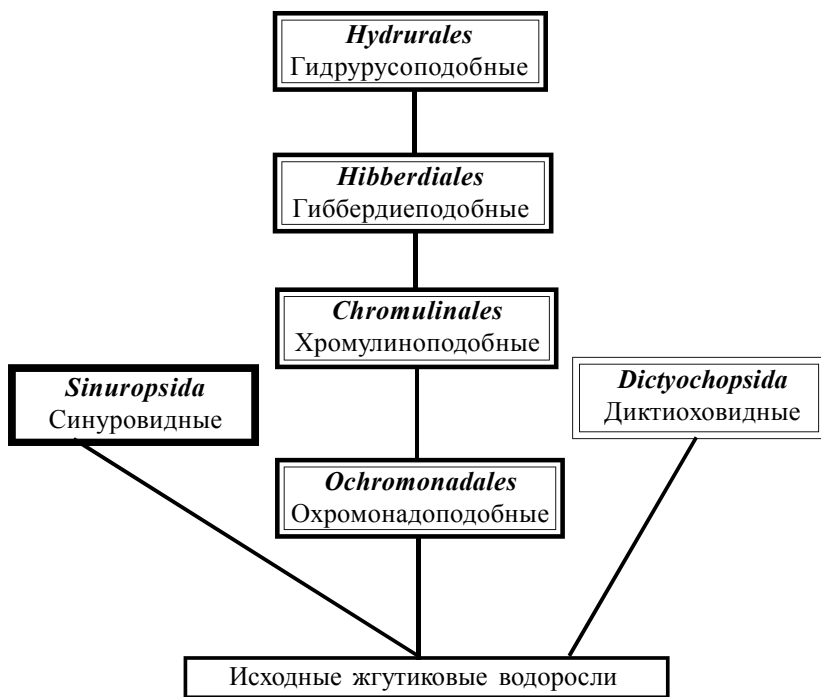


Рис. 80. Схема филогенетических отрошений Золотистых водорослей

ОТДЕЛ БАЦИЛЛЯРИЕОБРАЗНЫЕ - *BACILLARIOPHYTA* (ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ)

Обширный отдел низших растений, насчитывающий более 10 000 видов. Это одноклеточные и колониальные организмы, широко распространённые в бентосе и планктоне солёных и пресных водоёмов, верхних слоёв почвы, на влажных скалах, в горячих источниках, на снегу и во льдах полярных областей.

Хроматофоры сходны в строении с Золотистыми водорослями. Ламеллы состоят из трёхтилакоидных дисков, имеется один опоясывающий тилакоид. Пластиды обычно постенные, имеют жёлтую или жёлто-бурую окраску и содержат хлорофиллы *a* и *c*. Дополнительными пигментами являются: α - и β -каротин, пять ксантофиллов (среди них в большом количестве фукоксантин). После гибели клетки бурые пигменты растворяются в воде, и зелёный хлорофилл становится ясно заметным. Запасными веществами являются масла, отлагающиеся в клетке в виде капель, волютин (или метахроматин) и хризоламинарин. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз открытый, без центриолей, роль центра организации микротрубочек играют полярные пластинки.

Отличительной особенностью отдела является строение клеточной стенки. Она состоит из кремнезёмной оболочкой, напоминающей по составу опал. Это панцирь, имеющий две половинки, надевающиеся друг на друга, как крышка на коробку. Помимо кремнезёма в состав панциря входит примесь органических соединений и некоторых металлов (железо, алюминий, магний). Изнутри и снаружи он покрыт тонким органическим слоем, состоящим из пектиновых веществ. В каждой половинке различают створку и поясковый ободок. Створка в свою очередь имеет лицевую плоскую поверхность и краевую загнутую часть - загиб. Большая половинка панциря - эпитека охватывает своим поясковым ободком

поясковый ободок меньшей половинки - гипотеки. Створки бывают самых различных очертаний: круглые, эллиптические, яйцевидные, ромбические, ланцетные и т.д. (рис. 81). У многих видов между загибом створки и поясковым ободком образуются вставочные ободки, что способствует увеличению объёма клетки и её росту. Часть панциря между створками эпитеки и гипотеки, т.е. поясковый ободок гипотеки и находящийся на него поясковый ободок эпитеки, а также вставочные ободки (если они есть),

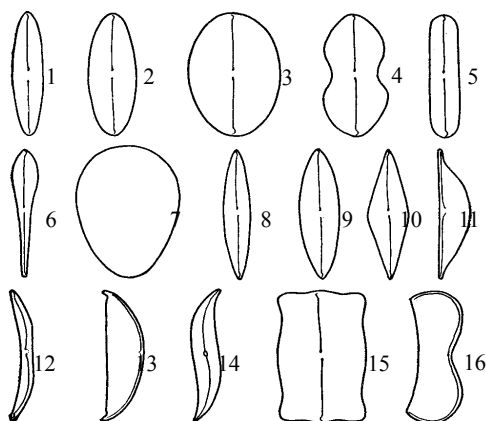


Рис. 81. Очертания створок: 1, 2 - эллиптическая; 3 - широкоэллиптическая; 4 - гитаровидная; 5 - линейная; 6 - булавовидная; 7 - яйцевидная; 8, 9 - ланцетная; 10 - ромбическая; 11, 13 - полуланцетная; 12 - полудугообразная; 14 - сигмовидная; 15 - прямоугольная; 16 - почковидная

называют пояском панциря. Со стороны пояска панцирь имеет обычно прямоугольную форму (рис. 82). У некоторых видов от внутренних стенок вставочных ободков в полость клетки вырастают тонкие кремниевые неполные перегородки – септы. Они имеют одно или несколько отверстий и перегородывают клетку на полуизолированные камеры, что увеличивает поверхность клетки.

Створки панциря не сплошные, они пронизаны мельчайшими отверстиями – ареолами, сообщающими протопласт клетки с окружающей средой и занимающими от 10 до 75% площади створки (рис. 83). Ареолы затянуты с внешней или внутренней стороны тонкой перфорированной плёнкой – велумом. Противоположное не занятое велумом отверстие называется фораменом. Если ареола не имеет заметных сужений к поверхности створки, то она называется порой, если заметно сужена к одной из поверхностей – локулярной (рис. 84, 1-4). Кроме ареол на панцире встречаются и мелкие отверстия – поры, которые могут быть полностью открытыми или полузакрытыми мембранами различного типа. Ареолы могут складываться в ряды, которые видны при световой микроскопии как радиальные, параллельные или конвергентные штрихи. Известны также и другие структуры, соединяющие протопласт с внешней средой. Это римопортулы – трубчатые структуры, конец внутренней части которых сплюснут. Эти структуры принимают участие в экскреции слизи (рис. 84, 5-6). Другой тип трубчатых структур – фултопортулы. Это трубки, окружённые 2-5 камерами или сопутствующими порами, изолированными изнутри опорами (рис. 84, 7-8). Фултопортулы связаны с выделением хитиновых фибрилл, которые играют роль в формировании колоний, увеличивают плавучесть клеток. У большинства водорослей, имеющих зеркальную симметрию, на створке имеется шов, представляющий собой две короткие изолированные щели, соединённые в центре створки центральным узелком, а у концов створки заканчивающиеся конечными узелками. Узелки являются угловыми створки. Щели в толще створки колечато изогнуты, внутренняя щель открывается в полость клетки, наружная

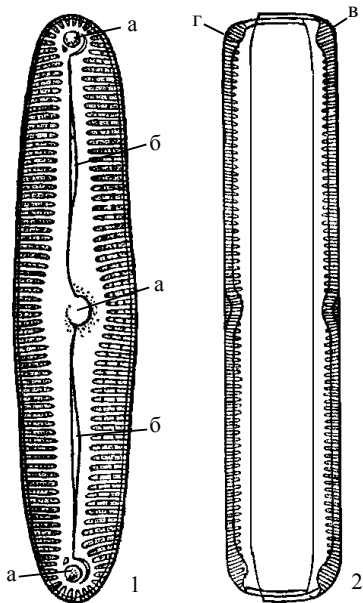


Рис. 82. Строение панциря Пиннулярии: 1 - вид со стороны створки; 2 - вид со стороны пояска: а - узелки; б - шов; в - эпитека; г - гипотека

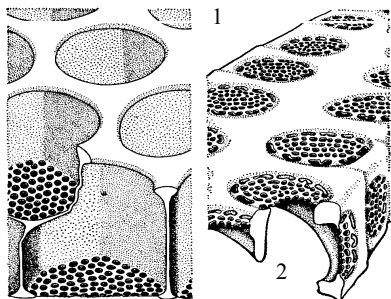


Рис. 83. Строение ареол: 1 - ареола с велумом на внутренней стороне панциря; 2 - ареола с велумом на наружной стороне панциря

изогнута, внутренняя щель открывается в полость клетки, наружная

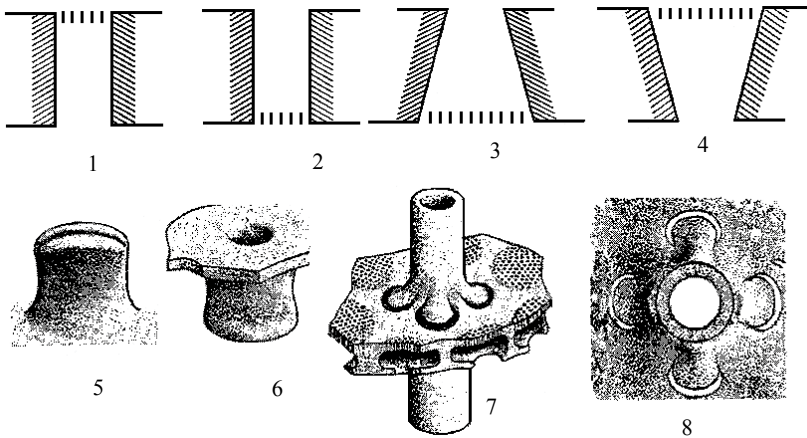


Рис. 84. Детали строения панциря: 1, 2 - пороидные ареолы; 3, 4 - локулярные ареолы; 5, 6 - римопортулы; 7-8 - фулопортула.

сообщается с внешней средой. В центральном узелке щели соединяются с помощью канала. У некоторых водорослей имеется каналовидный шов, расположенный в толще створки, гребневидным утолщением – киле, или крыловидном выросте, окружающем створку по краю – крыле. Каналовидный шов сообщается с внешней средой с помощью тонкой щели, а с внутренней полостью клетки – с помощью отверстий. Швы обеспечивают сообщение протопласта с внешней средой, а также принимают участие в движении.

Кроме того, у большинства водорослей на поверхности створок имеются различные образования в виде полых или сплошных выростов, выпуклостей, рогов, щетинок, шипов, шипиков, бороздок, камер, ребер и пр., которые выполняют разные функции: объединяют клетки в колонии, увеличивают поверхность панциря у планктонных видов.

Размножение чаще всего осуществляется путём деления клетки. При этом масса протопласта увеличивается, вследствие чего две половинки панциря отодвигаются друг от друга. Ядро митотически делится, затем протопласт разделяется пополам в плоскости, параллельной створкам. Каждый новый протопласт наследует половинку панциря, а вторая достраивается заново, причём всегда образуется меньшая половинка - гипотека. Формирование новой половинки панциря начинается в плоском пузыре, окружённом мембраной – силикалемме. Пузырь формируется за счёт слияния везикул аппарата Гольджи и в нём накапливается кремнезём. После цитокинеза центр организации микротрубочек мигрирует в положение между ядром и силикалеммой. Образовавшаяся система микротрубочек участвует в образовании новой створки, контролируя отложения кремнезёма. Каждый индивидуальный кремнезёмный элемент (створка, поясковидный ободок, вставочный ободок) формируется в собственной силикалемме. После завершения формирования гипотеки обращённая внутрь силикалемма становится новой плазмалеммой, а оставшаяся часть цитоплазмы с плазмалеммой и силикалеммой становится органическим покрытием над кремнезёмным панцирем. Позднее может быть добавлена вторичная органическая стенка, состоящая из комплекса сульфатированных полисахаридов.

Таким образом, возникшие в результате деления две дочерние клетки неодинаковы по размерам: одна, получившая эпитеку материнской клетки,

сохраняет её размеры, вторая, получившая гипотеку, ставшую в новой клетке эпитекой, по размерам меньше. В результате многократных делений происходит постепенное уменьшение размеров клеток у половины популяции, у некоторых видов почти в 3 раза. Восстановление размеров клеток происходит в результате полового процесса.

Цикл развития Диатомовых водорослей - диплонтный, т.е. взрослые особи диплоидны, гаплоидны только гаметы, гаметофит отсутствует. Две особи сближаются и выделяют слизь, створки раздвигаются, половому процессу предшествует редукционное деление ядра. Образующиеся при этом гаплоидные ядра с участками протопласта являются гаметами, из которых три обычно дегенерируют. Оставшиеся гаметы обладают амебидным движением и сливаются друг с другом, образуя зиготу, которая увеличивается в размерах и превращается в аукоспору (спору роста). Зрелые аукоспоры вырастают до размеров взрослой особи и формируют новый панцирь.

У водорослей, обладающих радиальной симметрией, известен оогамный половой процесс. В одних клетках образуются сперматозоиды с одним или двумя жгутиками, в других в результате мейоза остаётся одно жизнеспособное ядро, и эта клетка соответствует оогонию. Свободноплавающие сперматозоиды проникают в неё и происходит оплодотворение. Сперматозоид имеет единственный жгутик, несущий трёхчастные мастигонемы. Его жгутиковый аппарат сильно редуцирован, в нём нет центральной пары микротрубочек, корешковой системы, переходной спирали, базальные тела состоят из двух дуплетов микротрубочек (рис. 85). Зигота одевается пектиновой оболочкой и превращается в аукоспору. Она одевается оболочкой, постепенно приобретающей характерную для данного вида структуру, и превращается в вегетативную клетку. Образование каждой из двух половинок панциря связано с митотическим делением ядра, в результате которого одно из дочерних ядер регенерирует. Первое ядерное деление связано с формированием эпитеки, второй митоз с дегенерацией одного из ядер приводит к формированию гипотеки.

При неблагоприятных условиях образуются споры. При этом протопласт сжимается, округляется, на его поверхности сначала появляется первичная створка споры, затем вторичная, обе плотно соединяются краями (поясок отсутствует). Створки споры покрыты шипиками, выростами и другими образованиями (рис. 86). После периода покоя из неё образуется новая клетка.

У многих видов в результате

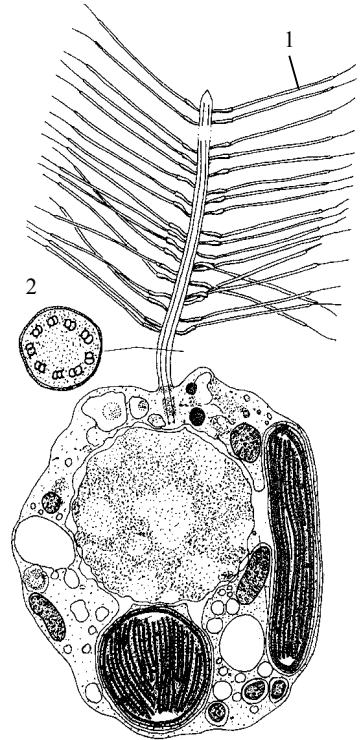


Рис. 85. Строение сперматозоида: 1 - мастигонемы; 2 - поперечный срез жгутика

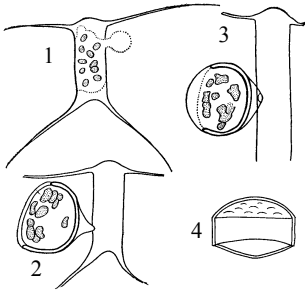


Рис. 86. Образование спор: 1-4 - последовательные стадии развития споры у *Chaetoceros heterovalvatus*

деления клеток образуются колонии. Размеры и форма колонии зависят от количества общей слизи и от способа соединения клеток друг с другом. В слизистых колониях клетки целиком погружены в выделяемую ими слизь. Эти колонии имеют вид бесформенных комочков или плёнок. В некоторых случаях такие колонии имеют вид листовидных пластинок, прикрепляющихся к субстрату. Слизь здесь дифференцирована на наружный плотный слой и внутренний жидкий, в котором живут и двигаются клетки. При помощи слизи клетки в колониях могут соединяться последовательно, в этом случае образуются

нитевидные и лентовидные колонии. Клетки многих планктонных видов соединяются между собой при помощи различных выростов панциря (рис. 87).

Многие водоросли, имеющие шов на створке, способны к активному движению. Большинство из них передвигаются по субстрату, некоторые - в толще воды. Механизм движения окончательно не выяснен. Считается, что клетка скользит по субстрату благодаря движению цитоплазмы в области шва панциря. Некоторые центрические водоросли, не имеющие шва, способны медленно передвигаться за счёт выделения слизи через римопортулы. Относительно механизма движения шовных водорослей выдвинута следующая гипотеза: выделяющаяся через шов слизь, в состав которой входят фибриллярные полисахариды, гидратируется и превращается в тяжи, которые выбрасываются вперёд по субстрату и обеспечивают движение клетки.

Бациллярные образные играют исключительно большую роль в биосфере. Они составляют основную массу фитопланктона мирового океана. В морских бухтах, загрязнённых органическими веществами, они активно участвуют в процессах естественного очищения воды. После отмирания, бентосные и планктонные формы образуют диатомовые илы.

Диатомовые водоросли в водных экосистемах доминируют над другими микроскопическими водорослями круглый год. В планктоне морей и океанов преобладают Центровидные, в планктоне пресноводных водоёмов – Пеннатовидные. Видовой состав водорослей в водоёмах

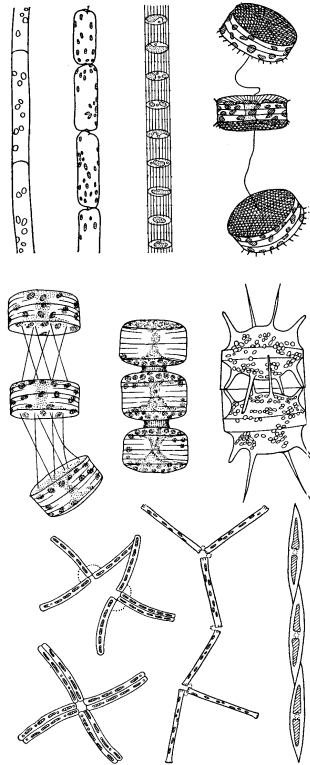


Рис. 87. Типы нитевидных колоний

определяется комплексом абиотических факторов, из которых большое значение имеет солёность воды. Не менее важную роль играет температура, степень освещённости и качество света. Диатомовые вегетируют в диапазоне температур 0-70°C, но в состоянии покоя способны переносить как более низкие, так и более высокие температуры. Большинство из них фототрофные организмы, но встречаются миксотрофы, симбиотрофы, а также бесцветные гетеротрофные формы.



Рис. 88. *Cyclotella* sp.

Важнейшая роль принадлежит этой группе водорослей в осадконакоплении на дне океана. Их отложения образуют диатомит, на 50-80% состоящий из панцирей водорослей. Толщина отложений может достигать нескольких сотен метров. Диатомит служит источником около 100 разнообразных продуктов, из него получают оптическое волокно, жидкое стекло, различные фильтры, полировочный и шлифовочный материал, строительный материал, компонент для изготовления динамита и др.

Панцири водорослей длительное время сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому их используют для определения происхождения и возраста различных осадочных пород. Особое значение эти водоросли имеют в экологическом мониторинге, являясь хорошими индикаторами органического загрязнения водной среды. Массовое развитие водорослей может иметь отрицательное значение, они нередко вызывают «цветение воды», появление в ней неприятных запахов, забивая жабры рыб, вызывают их гибель.

В настоящее время нет единой устоявшейся системы *Bacillariophyta*. В большинстве работ они рассматриваются в ранге отдела с двумя классами.

Класс Центровидные - *Centropsida* (*Centrophyceae*)

Класс Пеннатовидные - *Pennatopsida* (*Pennatophyceae*)

КЛАСС ЦЕНТРОВИДНЫЕ - *CENTROPSIDA*

Одноклеточные или колониальные формы, характеризующиеся радиальной симметрией, отсутствием шва и активной подвижности, оогамным половым процессом. Виды класса широко представлены в планктоне морей и океанов как одни из главных продуцентов органических веществ. Класс содержит пять порядков, отличающихся формой панциря и очертанием створок. Наибольшее распространение имеют представители двух порядков - Косцинодископодобные (*Coscinodiscales*) и Биддальфиеподобные (*Biddulphiales*).

Порядок Косцинодископодобные - *Coscinodiscales*

У представителей порядка клетки одиночные или соединены в нитевидные или цепочковидные колонии. Панцирь линзовидный, эллипсоидный, шаровидный или цилиндрический. Створки в очертании округлые. На створках имеются ареолы и рёбра, а также различного рода выступы.

Виды рода Циклотелла (*Cyclotella* sp., рис. 88) обитают в планктоне и бентосе морских и пресных водоёмов. Створки круглые, с выпуклой центральной частью, краевая зона несёт радиальные штрихи или

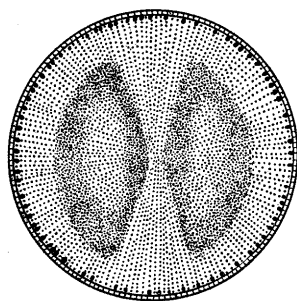


Рис. 89. *Coscinodiscus* sp.

вымерших.

Порядок Биддульфиеподобные - *Biddulphiales*

Представители порядка имеют одиночные или соединённые в колонии клетки при помощи щетинок, рогов и шипов. Панцирь цилиндрический или призматический. Створки в очертании округлые, эллиптические, треугольные, пятиугольные, на полюсах с выростами. Кроме того, являясь планктонными организмами, они имеют приспособления для обитания в толще воды - тонкие малоокремневевшие промежуточные пояски,

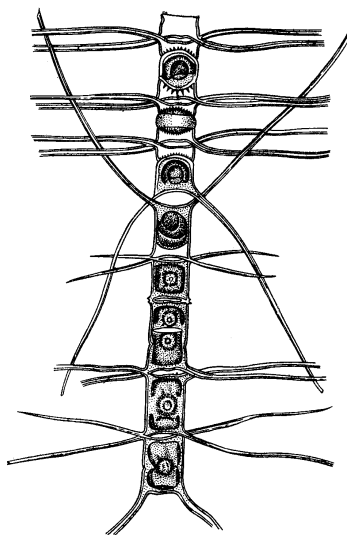


Рис. 91. *Chaetoceros* sp.

рёбрышки. Клетки соединяются в колонии в виде непрочных цепочек.

Самым крупным родом порядка является Косцинодискус (*Coscinodiscus* sp., рис. 89), насчитывающий более 300 видов. Клетки одиночные, имеют низкоцилиндрический панцирь, створки круглые, покрыты порами, образующими радиальные ряды.

Род Стефанопиксис (*Stephanopyxis* sp., рис. 90) отличается клетками, соединёнными в цепочки при помощи длинных шипов. Панцирь цилиндрический, створки выпуклые, в виде колпачка или чаши. Известно около 40 видов, преимущественно

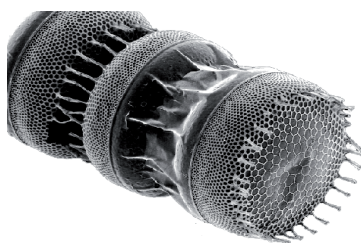


Рис. 90. *Stephanopyxis* sp.

увеличивающие поверхность клетки и уменьшающие её плотность; отложение в клетках масла, имеющего меньшую плотность, чем вода; мощные обёртки из слизи; сравнительно слабое окремнение панциря; различного рода выросты и т.д.

Крупный род Хетоцерос (*Chaetoceros* sp., рис. 91), насчитывающий более 100 видов, представлен колониальными водорослями, имеющими цилиндрические клетки, на створках которых расположены длинные полые щетинки или шипы. Эти выросты около основания изгибаются, перекрещиваются с выростами соседней клетки, иногда срастаются, придавая особую прочность всей колонии.

Виды рода Биддульфия (*Biddulphia granulata*, рис. 92) имеют клетки, часто соединённые в прямые или зигзагообразные колонии. Панцирь цилиндрический, створки округлые или эллиптические, на их полюсах имеются по одному или несколько выростов

различной высоты и формы, на середине - длинные щетинки и мелкие шипики. Известно около 30 видов, населяющих планктон и бентос литорали.

КЛАСС ПЕННАТОВИДНЫЕ - *PENNATOPSIDA*

Клетки одиночные или соединены в колонии различного вида. Панцирь имеет зеркальную симметрию. Створки в очертании линейные, ланцетные, эллиптические, с мелкими или крупными ареолами,

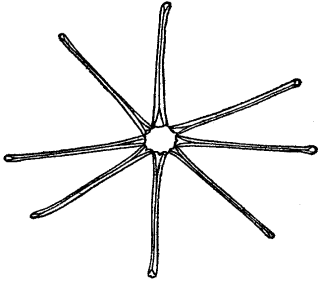


Рис. 93. *Asterionella* sp.

расположенными поперечными параллельными рядами. У большинства видов вдоль створки проходит щелевидный шов, иногда сдвинутый к краю створки или находящийся в килевидном возвышении. Класс объединяет пресноводные и морские виды, обитающие в бентосе на различных субстратах,

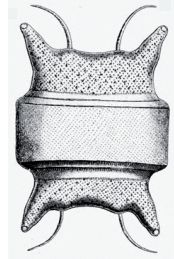


Рис. 92. *Biddulphia granulata*

единичные виды являются планктонными. Насчитывает четыре порядка, различающиеся степенью развития шва:

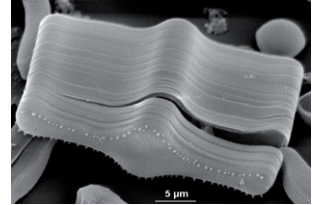
- Бесшовноподобные (*Araphales*),
- Одношовноподобные (*Monoraphales*),
- Двухшовноподобные (*Diraphales*),
- Каналошовноподобные (*Aulonoraphales*).

Порядок Бесшовноподобные - *Araphales*

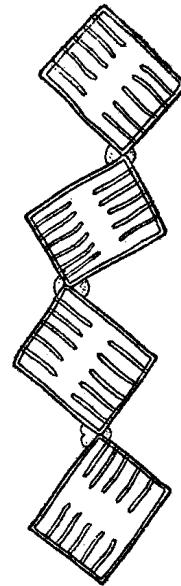
У представителей порядка клетки одиночные или соединены в пучки или звёздчатые и зигзаговидные колонии. Панцирь прямой, иногда со вставочными ободками. Створки имеют эллиптическую или линейную форму, иногда булавовидные. Щелевидный шов отсутствует.

Род Астерионелла (*Asterionella* sp., рис. 93) включает два морских и несколько пресноводных планктонных видов. Клетки образуют звёздчатые колонии. Створки узколинейные, с головчатыми концами, разной ширины. Широко распространены в пресноводных водоёмах.

Клетки видов рода Табеллярия (*Tabellaria* sp., рис. 94) с пояска имеют форму табличек, снабжены вставочными ободками и соединены в колонии в виде зигзагообразной цепочки, при этом клетки обращены друг к другу створковой стороной и соединяются



1



2

Рис. 94. *Tabellaria* sp. 1 - электронная фотография; 2 - внешний вид колонии

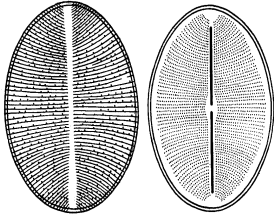


Рис. 95. *Cocconeis* sp.: верхняя и нижняя створки

по углам слизью. Характерные обитатели бентоса и планктона пресных вод.

Порядок Одношовноподобные - *Monoraphales*

Клетки обычно одиночные, прикрепляющиеся к субстрату нижней створкой или студенистыми ножками. Панцирь прямой или изогнутый, створки от линейной до широкоэллиптической формы. Нижняя створка имеет щелевидный шов,

верхняя створка без шва. Обе створки с поперечными рёбрами, чередующимися с поперечными рядами ареол.

Род Кокконеис (*Cocconeis* sp., рис. 95) содержит около 100 видов, широко распространённых в морских и пресных водах. Панцирь слегка изогнутый, створки эллиптические, нижняя вогнутая, верхняя слегка выпуклая.

Порядок Двухшовноподобные - *Diraphales*

Объединяет виды, клетки которых большей частью одиночные, реже собранные в лентовидные или кустиковидные колонии. Створки в очертании от линейных до эллиптических, изредка S-образно изогнутые. Обе створки со щелевидным швом, прямым или изогнутым.

Род Навикула (*Navicula* sp., рис. 96) является самым крупным родом Диатомовых водорослей, насчитывающий несколько сот видов, обитающих в солёных и пресных водах. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки линейные, ланцетные, реже эллиптические, с острыми, клювовидными, закруглёнными или головчатыми концами.

Род Пиннулярия (*Pinnularia* sp., рис.97) включает около 150 одиночных видов, имеющих более крупные размеры клеток, по сравнению с другими Диатомовыми, встречающихся на дне или в обрастаниях у берегов преимущественно пресных водоёмов. Со стороны створки имеют вид вытянутого эллипса.



Рис. 96. *Navicula* sp.

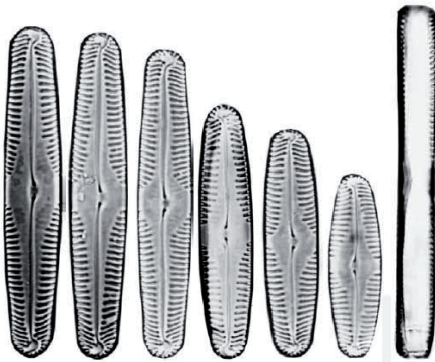


Рис. 97. *Pinnularia* sp.: Клетки разной величины после вегетативного размножения

шов в виде тонкой, слегка изогнутой линии. На обоих концах клетки и в середине находятся терминальные и центральный узелки. Края створки имеют чёткий рисунок из параллельных рёбрышек, не достигающих до линии шва, которые представляют собой перегородки узких поперечных камер на внутренней стороне створки. В центре клетки находится цитоплазмальный мостик, в котором расположено ядро. По обе стороны от мостика

имеются крупные пластинчатые хроматофоры, вакуоли, капли масла и зёрна воллутина.

Среди представителей порядка встречаются виды, имеющие изогнутые в виде буквы S створки или асимметричные по отношению к поперечной оси.

Порядок Каналошовноподобные - Aulonorphales

Клетки одиночные. Створки разнообразной формы - линейные, эллиптические, округлые, полулунные. Обе створки с каналовидным швом, расположенным в киле или крыловидном выросте створки.

Род Нитцшия (*Nitzschia sp.*, рис. 98) включает несколько сот видов, распространённых повсеместно. Клетки крупные, одиночные. Шов находится в киле, расположенном по краю створки. С внешней средой он сообщается узкой щелью, а в полость клетки открывается рядом отверстий с кремнезёмными перегородками в фибулах. Он также имеет центральный узелок.

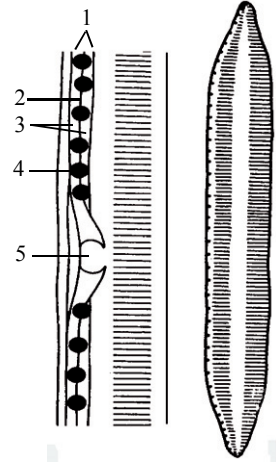


Рис. 98. *Nitzschia sp.*: 1 - шов; 2 - щель каналовидного шва; 3 - фибулы; 4 - отверстия; 5 - центральный узелок

Род Эпитемия (*Epithemia sp.*, рис. 99) включает около 20 видов, распространённых в солоноватых и пресноводных водоёмах. Створки полулунные или бобовидные, шов коленчато изогнутый, ветви его у

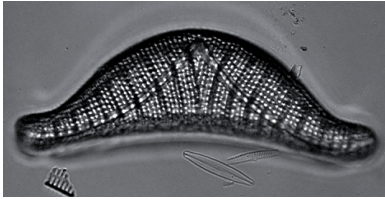


Рис. 99. *Epithemia sp.*

концов створки находятся около брюшного края, на середине створки они изгибаются к

спинному краю, где обе ветви соединяются, образуя острый угол.

Род Бациллярия (*Bacillaria sp.*, рис. 100) является типичным родом, по которому назван отдел. Насчитывает всего 4 вида, распространённых в солёных водоёмах. Клетки соединены створками в лентовидные колонии, в которых они движутся одна относительно другой, изменяя тем самым форму колонии. Створки линейные, шов находится в киле, расположенном по продольной оси створки.

Бацилляриеобразные - сравнительно молодая группа водорослей, ископаемые остатки которых известны от раннего мела до современности. Наиболее полное представление получено о видовом составе бентосных ископаемых водорослей, в то время как планктонные виды, имеющие тонкий панцирь, который растворяется в толще воды после отмирания клетки,

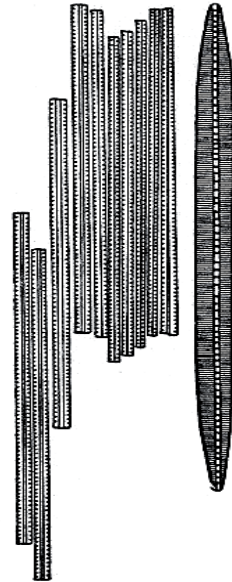


Рис. 100. *Bacillaria sp.*

отсутствуют даже в современных донных осадках.

Раннемеловые представители класса имели исключительно радиальную симметрию. Лишь в третичном периоде появляются первые пеннатные водоросли. Эволюция панциря выразилась в удлинении и появлении билатеральной структуры, ещё бесшовной. К концу палеогена появляются виды с одним швом, а затем и на обеих створках, и, наконец, каналшовные. В дальнейшем эволюция шла по пути совершенствования приспособлений клеток к условиям среды и освоения новых биотопов, в частности, пресноводных местообитаний.

Диатомовые водоросли как таксон не имеют прямых родственных связей с другими отделами водорослей. По некоторым признакам, таким, как общность пигментов, сходство продуктов ассимиляции, наличие кремнезёмной оболочки и покоящихся спор, обнаруживается отдалённое родство с Хризообразными (*Chrysophyta*), Примнезиобразными (*Primnesiophyta*) и Ксантообразными (*Xanthophyta*). Диатомовые являются обособившимся отделом, рано отошедшим от общего корня с этими таксонами.

Филогенетические связи *Bacillariophyta* приведены на рисунке 101.

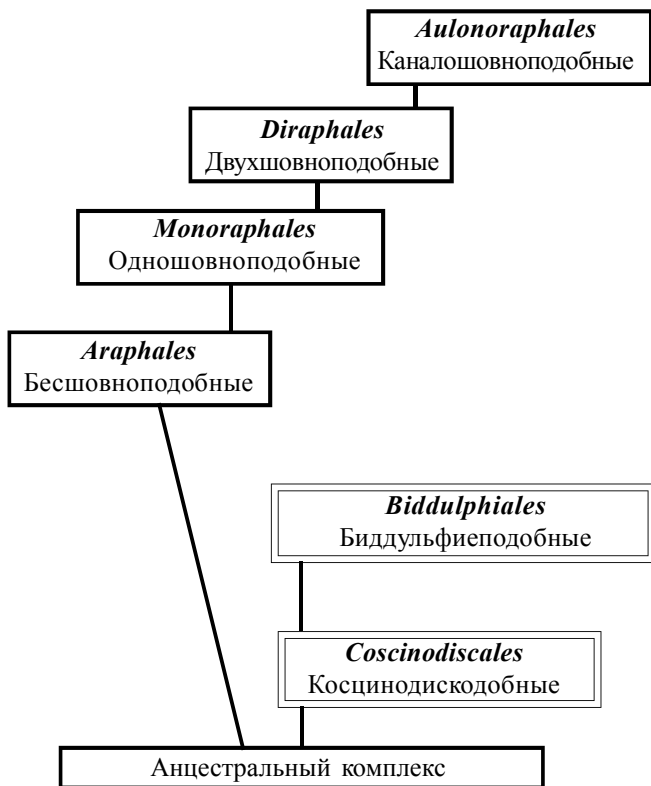


Рис. 101. Схема филогенетических отношений Диатомовых водорослей

ОТДЕЛ КСАНТООБРАЗНЫЕ - *XANTHOPHYTA* (ЖЁЛТО-ЗЕЛЁНЫЕ), ИЛИ ТРИБООБРАЗНЫЕ - *TRIBOPHYTA*

К отделу относятся водоросли, хлоропласты которых окрашены в светло- или тёмно-жёлтый цвет, реже зелёный или голубой. Основными фотосинтезирующими пигментами являются хлорофиллы *a* и *c*, дополнительными - α - и β -каротин и три ксантофилла: лютеин, виолаксантин и неоксантин. Ламеллярная система хроматофоров представлена тилакоидами, собранными пачками по три, и одним одиночным огибающим тилакоидом, имеется две мембраны хлоропластной ЭПС. В качестве запасных питательных веществ образуются масла, а также хризоламинарин и волютин. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз закрытый, с центриолями, расположенными на полюсах вне ядра (изучен у *Vaucheria*).

Таллом отличается большим разнообразием. Имеются почти все типы таллома, а именно: амeboидный, коккоидный, монадный, пальмеллоидный, нитчатый, разноритчатый, пластинчатый и сифональный. Также большим разнообразием отличается и структура клеточной стенки. У простейших представителей клетка окружена тонким перипластом, позволяющим образовывать псевдоподии. У большинства представителей покрыта пектиновой или целлюлозной твёрдой оболочкой, иногда состоящей из двух частей, с равными или неравными створками. Обычно оболочка бесцветная, прозрачная, у многих представителей имеет различные скульптурные украшения, может быть инкрустирована известью, кремнезёмом или солями железа.

Вегетативные клетки, имеющие монадный таллом, а также зооспоры, имеют два неравных субапикальных жгутика, один из которых длинный, перистый, покрыт многочисленными мастигонемами. Второй более короткий, гладкий, бичевидный, заканчивается акронемой. Исключением является синзооспора *Vaucheria*, у которой на поверхности расположены многочисленные пары немного различающихся по длине гладких жгутиков.

Подвижные формы имеют стигму, расположенную у переднего конца хроматофора. У некоторых монадных форм на верхнем полюсе клетки есть одна или две пульсирующие вакуоли.

Клеточная стенка у видов с амeboидной, монадной и пальмеллоидной организацией таллома отсутствует, они покрыты только цитоплазматической мембраной и могут легко менять форму. Иногда образуются домики. У видов с другим типом таллома имеется цельная или состоящая из двух частей клеточная стенка, в составе которой преобладает целлюлоза и содержатся полисахариды, в основном глюкоза. У молодых клеток оболочка тонкая, с возрастом она утолщается, в ней могут откладываться соли железа, которые окрашивают оболочку в различные оттенки коричневого и красного тонов. Чаше в клеточной стенке присутствует кремнезём, придающий ей твёрдость и блеск. Она также может быть инкрустирована известью и покрыта различными скульптурными образованиями - шипиками, ячеекками, бородавками, щетинками, зубчиками. У прикреплённых форм образуются выросты оболочки - ножка с прикрепительной подошвой.

Размножение простым делением клетки или распадом колоний и многоклеточных талломов на отдельные части. Известно также бесполое размножение при помощи зооспор и автоспор, реже амeboидов. Половой процесс известен у немногих представителей - изо- и оогамия. Некоторые виды способны формировать экзо- или эндогенные цисты с

двусторчатой оболочкой, часто окремневшей.

Жёлто-зелёные водоросли в основном являются представителями планктона, реже встречаются в бентосе. Распространены повсеместно, в том числе и в Антарктиде. Они обитают преимущественно в пресных водах и в почве, где представлены значительным разнообразием, при массовом развитии могут вызывать "цветение" её поверхности. Аэрофитные представители встречаются на стволах деревьев, скалах, стенах домов, иногда вызывая их позеленение. Подавляющее большинство - свободноживущие формы, но встречаются и внутриклеточные симбионты - зооксантеллы в клетках простейших. Их значение как фототрофных организмов заключается прежде всего в создании первичной продукции в водоёмах и участии в цепи питания гидробионтов. Вместе с другими водорослями образуют сапропель (ил). В почвах они активно участвуют в процессах накопления органических веществ, способствуя повышению плодородия.

Отдел насчитывает более 600 видов, которые группируются в 6 классов. В других системах отделу придаётся ранг класса (*Tribophyceae*), включающего 6-7 порядков. В данном пособии принимается система отдела, содержащего один одноимённый класс и 6 порядков: Хлорамёбоподобные (*Chloramoebales*), Ризохлоридоподобные (*Rhizochloridales*), Гетероглееподобные (*Heterogloeeales*), Мисхококкоподобные (*Mischococcales*), Трибонемоподобные (*Tribonematales*), Ботридиеподобные (*Botrydiales*) и Вошериеподобные (*Vaucheriales*).

Порядок Хлорамёбоподобные - *Chloramoebales*

Включает представителей с монадной структурой таллома, имеющих два неравных жгутика. У некоторых видов один из жгутиков редуцируется.

Одним из типичных представителей является Хлорокардион зеленобокый (*Chlorocardion pleurochloron*, рис. 102). Клетка покрыта уплотнённым перипластом, из небольшого углубления на переднем конце клетки выходят жгутики, один из которых в полтора раза длиннее самой клетки. Размножение вегетативным путём, простым делением клетки. Встречается обычно отдельными особями в прибрежной зоне прудов, в зарослях высших растений.

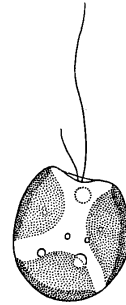


Рис. 102.
Chlorocardion pleurochloron

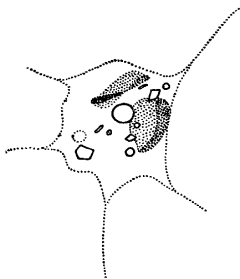


Рис. 103. *Rhizochloris stigmatica*

Порядок Ризохлоридоподобные - *Rhizochloridales*

К этому порядку относятся водоросли, обладающие амебоидным талломом, имеющим тонкий перипласт, позволяющий изменять форму клетки, некоторые виды имеют "домик". Это обитатели главным образом пресных водоёмов, живущие свободно или прикрепляющиеся к нитчатым водорослям.

Типичным представителем класса является Ризохлорис глазковый (*Rhizochloris stigmatica*, рис. 103), обитающий в придонных слоях воды небольших олиготрофных (бедных

питательными веществами) водоёмов - прудов и глубоких ям. Его клетки достигают в диаметре 12-14 мкм, образуют многочисленные ризоподии, благодаря которым осуществляется движение. В клетке имеется 2-3 дисковидных хроматофора, на верхушке одного из них находится тёмно-красный глазок. Есть и пульсирующие вакуоли.

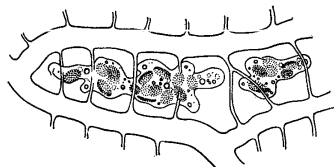


Рис. 104. *Mixochloris sphagnicola*: плазмодий в водоносных клетках листьев сфагнума

В клетках сфагновых мхов обитает Миксохлорис сфагновый (*Mixochloris sphagnicola*, рис. 104) в виде крупного многоядерного плазмодия. Осенью он образует цисты, которые прорастают весной. Из них выходят зооспоры или амёбы, проникающие в пустые клетки листьев сфагнума и сливающиеся там в плазмодий.

Порядок Гетероглееподобные - *Heterogloeales*

Сюда относятся виды с пальмеллоидной структурой таллома. Класс включает неподвижные прикрепленные или пассивно плавающие многоклеточные, реже одноклеточные формы, обитающие в пресноводных, реже солёных водоёмах. Их клетки постоянной формы, не способны к образованию псевдоподий и лишены жгутиков. Они полностью окружены слизью или вырабатывают односторонние слизистые образования. Клетки в слизи расположены беспорядочно или размещаются по периферии.

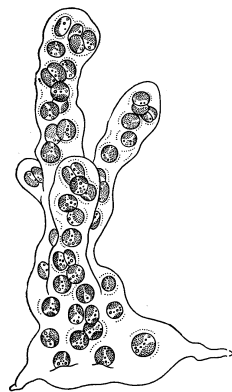


Рис. 105. *Helminthogloea ramosa*

Гельминтоглея ветвистая (*Helminthogloea ramosa*, рис. 105) обитает в засоленных водоёмах. Представляет собой пальмеллу, сидящую на расширенном основании с разветвлённой верхней частью. Клетки в слизи располагаются беспорядочно, каждая имеет свою частную слизистую оболочку.

Рано весной в ямах с талой водой встречаются шаровидные пальмеллы Глеохлориса планктонного (*Gleochloris planctonica*, рис. 106). Размножение при помощи зооспор, также образуются цисты с гладкой оболочкой, состоящей из двух частей.

Порядок Мисхококкоподобные - *Mischococcales*

Включает виды с коккоидной структурой тела. Клетки имеют настоящую плотную оболочку, состоящую из двух частей, или сплошную, часто пропитанную кремнезёмом и инкрустированную. Свободноплавающие и прикрепленные формы. Размножение делением клетки, зооспорами, способными образовывать псевдоподии и двигаться амёбообразно, автоспорами.

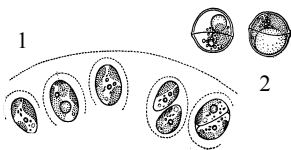


Рис. 106. *Gleochloris planctonica*: 1 - часть пальмеллы; 2 - цисты

Широко распространённый по всему земному шару Ботридиопсис эрийский (*Botrydiopsis eriensis*, рис. 107) обитает на почве, на дне прибрежной зоны

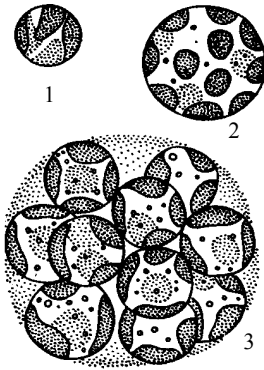


Рис. 107. *Botrydiopsis eriensis*: 1 - автоспора; 2 - взрослая особь; 3 - образование автоспор

различных водоёмов. Встречается обычно одиночными клетками, размножается автоспорами, реже зооспорами. Зооспоры, поднимаясь на поверхность воды, превращаются в вегетативные клетки и образуют плёнку ярко-зелёного цвета.

Виды рода *Харациопсис* (*Characiopsis sp.*, рис. 108) являются прикрепленными водорослями, живущими в различных водоёмах на водорослях, высших растениях, среди обрастаний подводных предметов. Клетки имеют более или менее длинную ножку.

Планктонные формы пресноводных водоёмов имеют разнообразную форму клеток с различными выростами и инкрустациями оболочки, позволяющими парить в толще воды (рис. 109).

Порядок Трибонемоподобные - *Tribonematales*

К этому порядку относятся исключительно многоклеточные формы, имеющие нитчатый, разноритчатый (гетеротрихальный) или пластинчатый, обычно прикрепленный таллом. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор и автоспор, реже наблюдается образование цист.

Наиболее распространённой нитчатой водорослью является Трибонема зелёная (*Tribonema viride*, рис. 110), образующая иногда большие скопления. Вначале нить прикрепляется к субстрату с помощью базальной клетки, затем вследствие отмирания основания, всплывает на поверхность водоёма и образует тину из переплетённых нитей. Клеточные стенки имеют своеобразное строение. Они состоят из двух половинок, находящихся краями друг на друга посередине клетки, и промежуточного кольца,

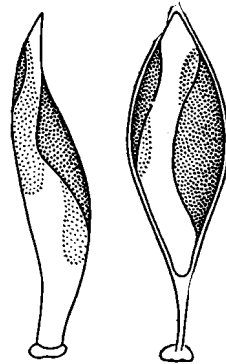


Рис. 108. *Characiopsis sp.*

прилегающего в этом месте к краям с внутренней стороны. Каждая створка представляет собой половину оболочки одной клетки и половину другой, соседней с ней. При делении клетки перегородка появляется в месте расположения пояскового кольца и срастается с ним. Это кольцо становится створками дочерних клеток, вырабатывающих затем новые промежуточные кольца.

При размножении образуется одна или две зооспоры, имеющие типичное строение для жгутиковых стадий представителей отдела (рис. 111). При выходе спор створки расходятся и нить распадается на H-образные фигуры. Для

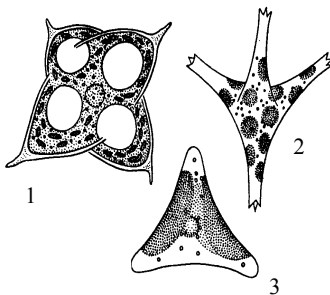


Рис. 109. 1 - *Tetraëdriella gigas*; 2 - *Pseudostaurastrum hastatum*; 3 - *Gontiochloris mutica*

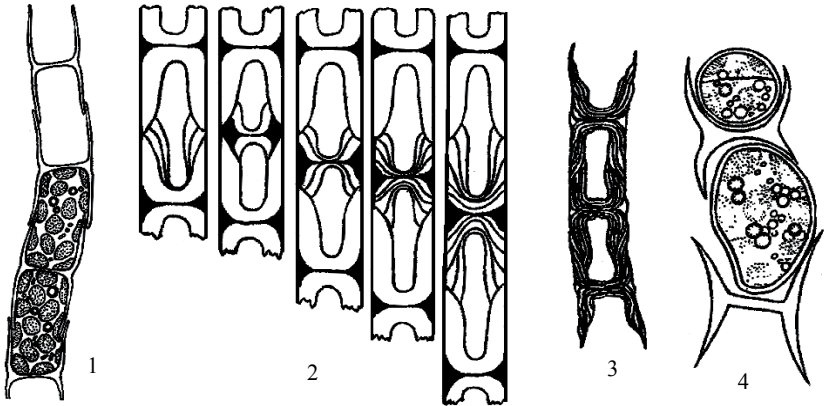


Рис. 110. *Tribonema viride*: Схема образования поперечной перегородки между двумя дочерними клетками. 1 - часть нити; 2 - закладка пояскового кольца и образование поперечной перегородки между двумя дочерними клетками; 3 - слоистость двусторчатых клеточных оболочек; 4 - распад клеточной оболочки на H-образные участки при образовании апланоспор.

перенесения неблагоприятных условий служат автоспоры и акинеты с толстой оболочкой.

На влажной почве встречается Гетеропедия многоцветная (*Heteropedia polychloris*, рис. 112), имеющая пластинчатый таллом, клетки которого двух типов - внутренние неправильно многоугольные и наружные более крупные и округлые. Размножение зооспорами, образующимися в срединных клетках. Могут формироваться и автоспоры.

Порядок Ботридиеподобные - *Botrydiales*

Объединяет водоросли, имеющие сифональный таллом, представляющий собой гигантскую многоядерную клетку, видимую невооружённым глазом. Таллом прикреплённый, имеет окрашенную надземную и бесцветную подземную часть. Половой процесс изогамный.

Таллом имеет пузыревидную, мешковидную или нитчатую форму, покрыт клеточной стенкой из целлюлозы и пектина, с многочисленными хроматофорами и ядрами.

Типичным представителем порядка является Ботридиум зернистый (*Botrydium granulatum*, рис. 113), образующий заросли на глинисто-илистых отложениях у берегов различных водоёмов, на дне подсыхающих прудов, на субстратах, имеющих повышенное содержание

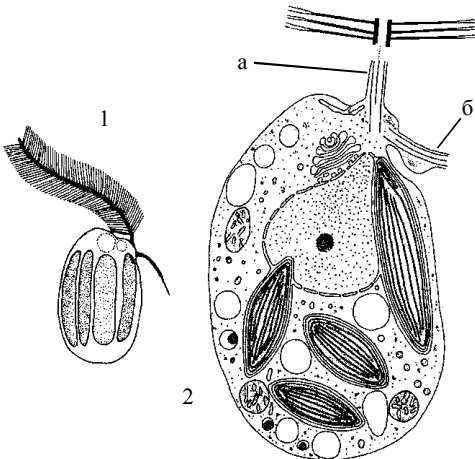


Рис. 111. *Tribonema sp.* 1 - внешний вид зооспоры; 2 - строение клетки. а - длинный жгутик; б - короткий жгутик

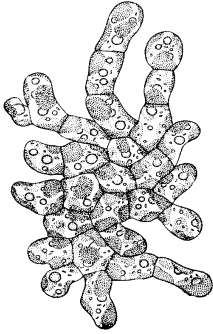


Рис. 112. *Heteropedia polychloris*

известни. Воздушная часть от 1 мм в диаметре и до 2 мм высоты, имеет обратно-капельвидную форму, подземная представлена системой разветвлённых ризоидов. Внутри клетки имеется вакуоль, а в постенном слое цитоплазмы содержатся многочисленные дискообразные хроматофоры, мелкие ядра и капли масла. В ризоидальной части органоиды отсутствуют, она заполнена лишь цитоплазмой. Во взрослом состоянии оболочка клетки грубеет и покрывается известковыми гранулами.

Размножается Ботридиум зооспорами, образующимися при распаде протопласта на отдельные участки, которые выходят во внешнюю среду при разрыве оболочки на верхушке клетки. Это происходит во время дождя, когда клетка заливается водой. При подсыхании почвы содержимое надземной части ререливается в ризоиды, где образуются цисты, которые с наступлением благоприятных условий прорастают или непосредственно в новые особи, или образуют зооспоры.

Порядок Вошериеподобные - *Vaucheriales*

Представители порядка имеют таллом в виде слабо ветвящихся толстых нитей, прикрепляющихся к субстрату ризоидами, достигающими в длину нескольких сантиметров. Половой процесс оогамный.

Вошерия наземная (*Vaucheria terrestris*, рис. 114) обитает на дне водоёмов с быстро текущей водой, а также в стоячих водоёмах у берегов и на сильно увлажнённой почве. Таллом многоядерный, причём мелкие ядра располагаются в цитоплазме глубже хроматофоров. При бесполом размножении в верхней части боковой ветви, отделяющейся от основного таллома перегородкой, формируется одна многоядерная, многожгутиковая зооспора - синзооспора, в которой ядра занимают постенное положение, а хроматофоры - внутреннее. На поверхности споры напротив каждого ядра образуется пара жгутиков. В верхней части таллома, где сформировалась зооспора, образуется отверстие, через которое она выходит наружу. Немного поплавав, зооспора оседает на дно водоёма и прорастает в новый сифональный таллом. У наземных форм вместо зооспор образуются апланоспоры и акинеты с толстой оболочкой.

Существует и половое размножение, которому предшествует оогамия. Гаметы образуются в гаметангиях, отличающихся по строению.

Оогоний представляет собой округлый или овальный вырост, отделяющийся от таллома перегородкой и содержащий яйцеклетку. Антеридии представляют собой удлиненные выросты, также отделяющиеся от таллома перегородкой, в них формируются многочисленные двужгутиковые сперматозоиды.

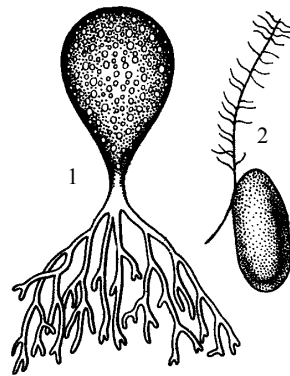


Рис. 113. *Botrydium granulatum*: 1 - внешний вид; 2 - зооспора

При созревании оогония из его носика выступает капля бесцветного содержимого, привлекающего сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний через отверстие и происходит оплодотворение. Зигота покрывается толстой оболочкой и наполняется маслом и гематохромом. После периода покоя в ней происходит редукционное деления ядра и она прорастает в новую особь.

Жёлто-зелёные водоросли имеют филогенетические связи с Золотистыми и Диатомовыми водорослями. Они проявляют чётко выраженный параллелизм форм с Золотистыми водорослями. Схема родственных отношений представлена на рисунке 115.

Исходной группой являются Хлорамёбоподобные. В эволюции группы можно выделить четыре направления. Первое - образование амёбидного таллома (порядок Ризохлоридоподобные). Второе - утрата жгутиков и образование коккоидного таллома (порядок Мисхококкоподобные). Третье - формирование многоклеточного таллома через пальмеллоидный (порядок Гетероглееподобные) к нитчатому и пластинчатому (порядок Трибонемоподобные). Четвёртое - образование сифонального таллома (порядки Ботридиеподобные и Вошериеподобные).

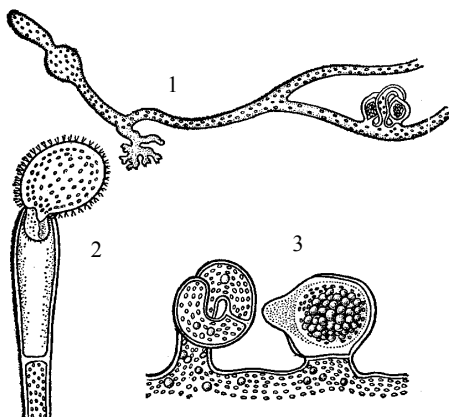


Рис. 114. *Vaucheria terrestris*: 1 - часть таллома с оогониями и антеридиями; 2 - выход зооспоры; 3 - антеридий и оогоний

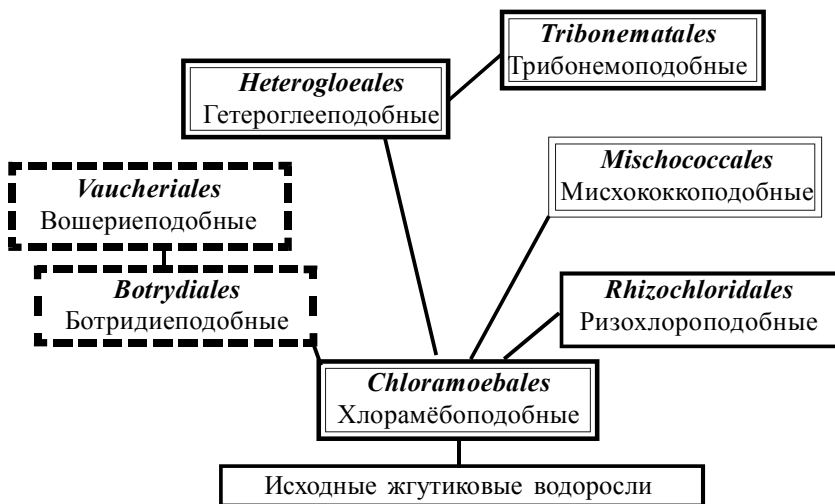


Рис. 115. Схема филогенетических отношений Жёлто-зелёных водорослей

ОТДЕЛ ФЕОБРАЗНЫЕ - *РНАЕОРНУТА* ИЛИ ФУКОБРАЗНЫЕ - *FUCORНУТА* (БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ)

Для представителей отдела характерна бурая окраска хроматофоров. Основные фотосинтезирующие пигменты - хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные - α - и β -каротины и большое количество бурых ксантофиллов, особенно фукоксантина, определяющего окраску клеток.

Ламеллярная система хроматофоров имеет трёхтилакоидную организацию, имеется один или несколько опоясывающих тилакоидов, хлоропластная ЭПС. Пиреноид выступает из хроматофора в виде почки и не содержит ламелл. Глазок у жгутиковых стадий расположен в хроматофоре и ориентирован на базальное вздутие жгутика. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз полузакрытый, с центриолями. Цитокинез происходит путём впячивания мембраны, у некоторых видов (*Fucus*) фрагмопласт формирует пластинку, растущую от центра к периферии.

Основным продуктом запаса является полисахарид ламинарин. Кроме того, в клетках многих видов накапливается шестиатомный спирт маннит и жиры.

Таллом у подавляющего большинства видов тканевой или псевдопаренхиматозный, самым простым талломом является гетеротрихальный (разнонитчатый). Оболочка клеток состоит из внутреннего целлюлозного слоя и наружного пектинового слоя, который представляет собой соединение альгиновой кислоты с белками. Размеры таллома колеблются от нескольких десятков микрометров до 50 и более метров длины. По форме таллом может быть самым разнообразным: нитевидный, корковидный, шаровидный, мешковидный, пластинчатый, кустообразный, побегообразный и др. У некоторых видов имеются воздушные пузыри, удерживающие таллом в воде в вертикальном положении. Для прикрепления к субстрату служат длинные выросты - ризоиды, или дисковидное образование в основании таллома - базальный диск.

Наиболее сложно устроены талломы Ламинариеподобных и Фукусоподобных, они имеют признаки тканевой организации со специализацией клеток. В талломе различают кору, состоящую из нескольких слоёв интенсивно окрашенных клеток; сердцевину, состоящую из бесцветных клеток. У Ламинариеподобных в сердцевине образуются ситовидные трубки и трубчатые нити. Сердцевина выполняет не только транспортную функцию, но и механическую, так как в ней находятся нити с толстыми продольными стенками. Между корой и сердцевиной у многих водорослей находится промежуточный слой из крупных бесцветных клеток.

Рост таллома Бурых водорослей чаще всего интеркалярный (вставочный) и апикальный (верхушечный). Интеркалярный рост может быть диффузным или имеется зона роста. У крупных представителей интеркалярная меристема расположена в месте перехода "черешка" в "листовую" пластинку. Крупные водоросли также имеют меристематическую зону на поверхности таллома, так называемую меристодерму (аналог камбия). У некоторых видов встречается трихоталлическая меристема, развитие которой происходит в основании настоящих волосков, которые располагаются на поверхности меристодермы рассеянно или пучками и часто погружены своими

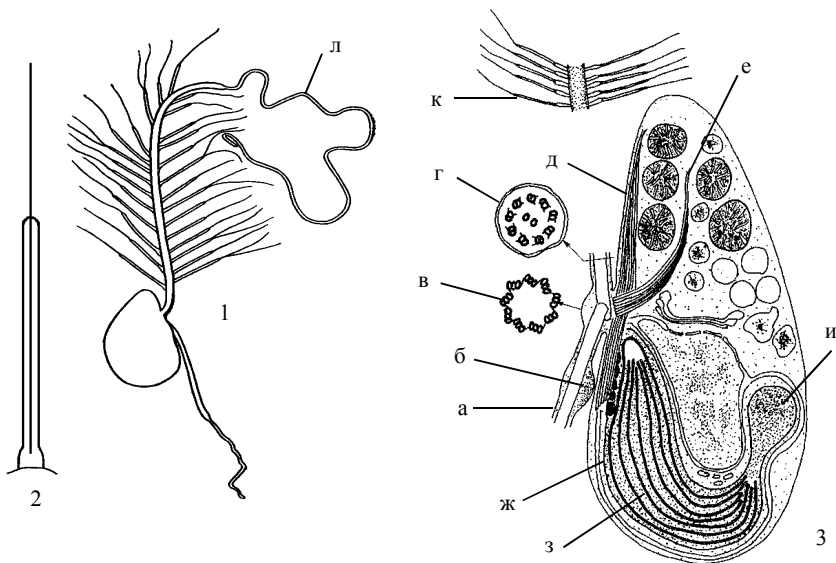


Рис. 116. Зооспора: 1 - внешний вид; 2 - схематическое строение мастигонемы; 3 - продольный разрез через зооспору. а - задний гладкий жгутик; б - базальное вздутие жгутика; в - поперечный разрез через базальное тело заднего жгутика; г - поперечный разрез через аксоному переднего жгутика; д - двухчастный микротрубочковый корешок; е - главный передний микротрубочковый корешок; ж - стигма; з - хроматофор; и - пиреноид; к - мастигонема; л - акронема

основаниями в особые углубления - криптостомы.

Подвижные стадии в цикле развития (зооспоры и гаметы) имеют два (кроме Диктиотовидных, у которых жгутик один) гетероморфных, гетероконтных, ламинальных жгутика и стигму, связанную в расположении со жгутиковым аппаратом. Мембрана более длинного жгутика на своей поверхности несёт два ряда трёхчастных мастигонем, состоящих из базальной части, микротрубоччатой части и терминальной нити (рис. 116). Задний, более короткий жгутик, гладкий. У его основания, прилегающего к стигме, имеется вздутие. У некоторых видов длинный жгутик имеет терминальную часть, не покрытую мастигонемами - акронему, в которую из стержня жгутика переходят лишь две микротрубочки. При помощи акронемы осуществляется первичный контакт гамет при половом процессе.

Размножение Бурых водорослей вегетативное и половое. При вегетативном размножении слоевище распадается на отдельные части, у некоторых видов имеются специальные почки. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор или тетраспор, у некоторых видов существуют моноспоры. Половой процесс представлен изогамией, гетерогамией и оогамией. Образование зооспор и гамет происходит в одногнездных и многогнездных зооспорангиях и гаметангиях. Цикл развития антитетический с изоморфной и гетероморфной сменой генераций, а также диплонтный. Для Бурых водорослей известны половые феромоны - растворимые вещества, которые координируют активность клеток при половом размножении. Феромоны могут стимулировать раскрытие антеридиев, привлекать мужские гаметы к оогониям. Они также принимают участие в физиологической изоляции видов.

Бурые водоросли почти исключительно морские обитатели, их можно

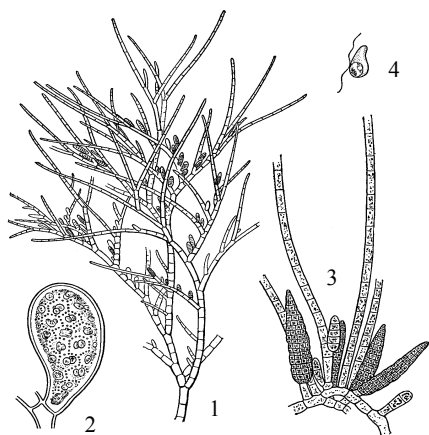


Рис. 117. *Ectocarpus* sp.: 1 - внешний вид; 2 - одногнёздный спорангий; 3 - многогнёздные спорангии; 4 - зооспора.

встретить во всех морях земного шара. Это один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных районов, где их масса достигает десятков килограммов на квадратный метр. Наиболее густые заросли образуются в верхней сублиторали до глубины 15 м, хотя они встречаются и в литоральной зоне до глубины 120-200 м. Известны гигантские подводные леса вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки. Большое значение они имеют и в жизни человека. Это единственный источник получения альгинатов - солей альгиновой кислоты, применяемых для повышения

качества пищевых продуктов - консервов, мороженого, соков и др. Альгинаты используются при получении пластмасс, синтетических волокон, стойких к атмосферным воздействиям лакокрасочных покрытий и строительных материалов, смазочных материалов, растворимых хирургических нитей и многого другого. Другое вещество, получаемое из водорослей - маннит, находящий применение в фармацевтической промышленности для изготовления таблеток и приготовления диабетических продуктов питания, а также смол, бумаги, красок, взрывчатых веществ и др. Ранее в больших количествах перерабатывались для получения йода.

С давних пор Бурые водоросли используются в пищу, особенно народами Юго-Восточной Азии. Наибольшее значение в этом отношении имеют представители порядка Ламинариеподобные, из которых готовят большое количество разнообразных блюд, в том числе и известную "морскую капусту".

Отдел насчитывает 1500-2000 видов. В последнее время в связи с использованием данных по сравнению нуклеотидных последовательностей ряда генов система Бурых водорослей активно пересматривается. В таких системах отделу придаётся ранг класса с 7 и более порядками. В данном пособии эта группа рассматривается в ранге отдела, насчитывающего два класса:

Класс Феозооспоровидные - *Phaeozoosporopsida* (*Phaeozoosporophyceae*)

Класс Циклоспоровидные - *Cyclosporopsida* (*Cyclosporophyceae*)

КЛАСС ФЕОЗООСПОРОВИДНЫЕ - *PHAEZOOSPOROPSIDA*

К классу относятся водоросли, имеющие антитетический тип цикла развития с изоморфной или гетероморфной сменой поколений. Включает несколько порядков, из которых основными являются Эктокарповидные (*Ectocarpales*), Сфацелляриеподобные (*Sphaecelariales*), Кутлериеподобные (*Cutleriales*), Диктиотоподобные (*Dictyotales*) и Ламинариеподобные (*Laminariales*).

Порядок Эктокарпоподобные - *Ectocarpales*

Объединяет наиболее примитивных представителей отдела, имеющих гетеротрихальный таллом, состоящий из стелющихся по субстрату горизонтальных нитей, от которых отходят вертикальные нити из одного ряда клеток. Вертикальные ветви достигают 30 - 60 см, часто заканчиваются многоклеточными бесцветными волосками.

Наиболее распространёнными представителями порядка являются виды рода Эктокарпус (*Ectocarpus sp.*, рис. 117), обитающие во всех морях на подводных предметах и других более крупных водорослях. В цикле развития обе генерации сходны по внешнему строению, но спорофит отличается от гаметофита наличием двух типов

зооспорангиев - многокамерных и однокамерных, тогда как на гаметофите образуются только многокамерные гаметангии, внешне не отличающиеся от зооспорангиев. Гаметофит является самовозобновляющимся, то есть при определённых условиях гаметангии функционируют как зооспорангии, и выходящие из них гаплоидные зооспоры снова прорастают в гаметофит. С изменением температуры воды зооспоры ведут себя как гаметы, происходит изогамный половой процесс. Из зиготы вырастает спорофит, который также может самовозобновляться путём образования диплоидных зооспор в многокамерных зооспорангиях. В однокамерных зооспорангиях образуются зооспоры путём мейоза и из них вырастает гаметофит. Но при определённых условиях эти гаплоидные зооспоры ведут себя как гаметы, сливаясь, образуют зиготу, из которой вырастает спорофит. Таким образом, спорофит Эктокарпуса способен воспроизводить себя двумя способами: через образование диплоидных зооспор в многокамерных зооспорангиях (бесполое размножение) и через половой процесс.

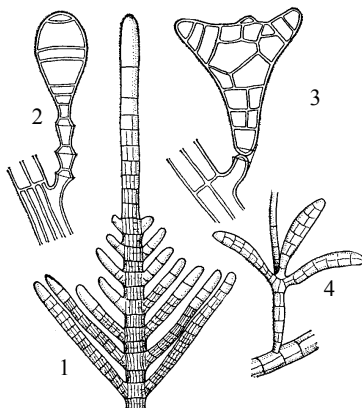


Рис. 118. *Sphacelaria sp.*: 1 - верхняя часть таллома; 2-4 - вегетативные почки разных видов

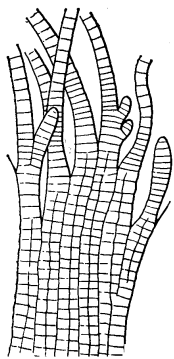


Рис. 119. Верхушечная меристема

Порядок Сфацеляриеподобные - *Sphacelariales*

Отличается более сложным, чем у предыдущего порядка, строением таллома, обладающим строго верхушечным ростом. Апикальная клетка делится поперечной перегородкой и отделяет несколько клеток-сегментов, которые в свою очередь делятся один раз поперечно, и каждая затем продольными перегородками, как радиальными, так и тангентальными. В результате этих делений более старые части таллома приобретают паренхиматозное строение. Это один из самых примитивных конусов нарастания, известных у растений, получивший название *Sphacelaria*-тип (по названию рода, у которого обнаружен - Сфацелярия).

Виды рода Сфацелярия (*Sphacelaria sp.*, рис. 118) широко распространены во всех морях. Цикл

развития такой же, как и у видов рода Кутлерия. Особенностью является то обстоятельство, что для вегетативного размножения служат особые выводковые почки, которые отламываются и прорастают в новые талломы.

Порядок Кутлериеподобные - *Cutleriales*

У представителей порядка формируется паренхиматозный пластинчатый таллом за счёт деятельности трихоталлического конуса нарастания. Это своеобразная



Рис. 120. *Cutleria sp.*

вставочная меристема, представляющая собой группу волосков с базальной зоной роста, расположенных в одной плоскости (рис. 119). При интенсивном делении этой зоны происходит отчленение клеток наружу, что способствует росту волосков по мере отмирания или разрушения верхних клеток, а также в сторону слоевища. На некотором удалении от зоны роста основания волосков сливаются, клетки претерпевают как поперечные, так и продольные деления, благодаря чему образуется слоевище плотного паренхиматозного строения. В более старых частях таллома различаются кора и сердцевина. На поверхности таллома возникают пучки разветвлённых

нитей, на которых латерально образуются многогнездные спорангии или гаметангии.

Виды рода Кутлерия (*Cutleria sp.*, рис. 120) распространены в морях побережья Европы. Цикл развития с гетероморфной сменой поколений с преобладанием гаметофита. Половой процесс - гетерогамия, в связи с чем гаметофиты разделяются по полу. На женских гаметофитах формируются гаметангии, состоящие из небольшого числа крупных камер, формирующих женские гаметы. Гаметангии мужских гаметофитов образованы гораздо большим количеством мелких камер, где продуцируются мужские гаметы (рис. 121). Женские гаметы, помимо того, что крупнее мужских, содержат больше хроматид и имеют короткий период подвижности. Оплодотворение происходит в водной среде после прекращения движения макрогаметы, при этом она выделяет особые вещества, вызывающие положительный хемотаксис у микрогамет.

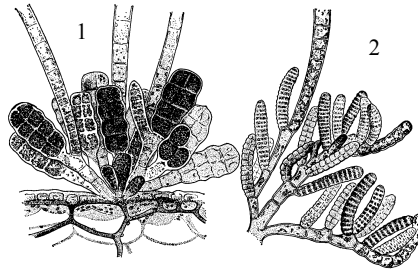


Рис. 121. Женские (1) и мужские (2) гаметангии

Зигота прорастает в корковидный таллом, долгое время считавшийся самостоятельным видом рода Аглаозония (*Aglaozonia sp.*, рис. 122), пока не было установлено, что это спорофит Кутлереи. Таллом спорофита растёт не за счёт деятельности трихоталлического конуса нарастания, а

за счёт краевого роста крупных клеток. На поверхности корковидного таллома образуются группы одногнёздных зооспорангиев, в которых после мейоза формируются от 4 до 32 зооспор. Поплавав некоторое время, они прорастают в гаметофит Кутлерии.

Порядок Диктиотоподобные - *Dictyotales*

Представители порядка характеризуются апикальным ростом и дихотомическим ветвлением таллома. Вершина каждой ветви оканчивается одной крупной клеткой, являющейся точкой роста конуса нарастания. Эта клетка делится поперечными перегородками, отделяя сегменты. Сегменты в свою очередь делятся двумя перегородками, параллельными поверхности таллома, образуя внутреннюю первичную сердцевинную клетку и по одной кортикальной (коровой) клетке с каждой стороны. Эти клетки,

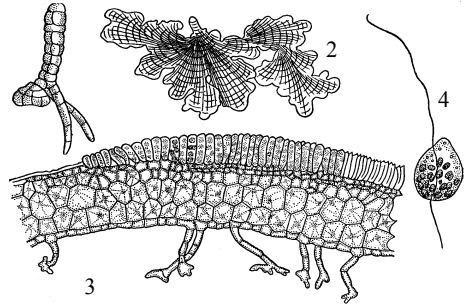


Рис. 122. *Aglaozonia* sp.: 1 - молодой спорофит; 2 - взрослая стадия; 3 - разрез через таллом спорофита с зооспорангиями; 4 - зооспора

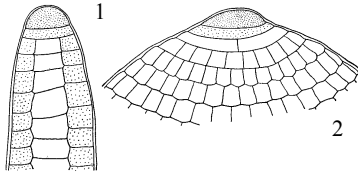


Рис. 123. Конус нарастания Диктиоты: 1 - продольный разрез; 2 - вид с поверхности

затем делятся продольными перегородками, перпендикулярными к поверхности, причём в кортикальных клетках делений больше, чем в сердцевинных. Таким образом таллом нарастает в ширину. Зрелый таллом состоит только из трёх слоёв клеток: средний слой из крупных бесцветных или слабоокрашенных клеток; два слоя коры, состоящих из мелких клеток с многочисленными хроматофорами (рис. 123). От клеток коры отходят пучки волосков с базальной меристемой, рассеянных по поверхности таллома.

Типичным представителем является Диктиота дихотомическая (*Dictyota dichotoma*, рис. 124), распространённая в Атлантическом океане и по берегам Европы. Таллом лентовидный, дихотомически ветвящийся за счёт периодического продольного деления точки роста конуса нарастания.

Цикл развития с изоморфной сменой генераций. Половой процесс оогамный. Мужские гаметофиты образуют многокамерные антеридии, продуцирующие одножгутиковые сперматозоиды. На женских гаметофитах образуются группами (сорусами) оогонии (рис. 125). По созревании гаметы выходят из гаметангиев и половой процесс происходит в воде. Из зиготы вырастает спорофит, внешне не отличающийся от гаметофита. На поверхности его таллома из коровых клеток

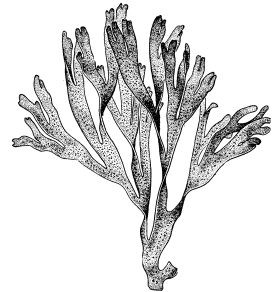


Рис. 124. *Dictyota dichotoma*

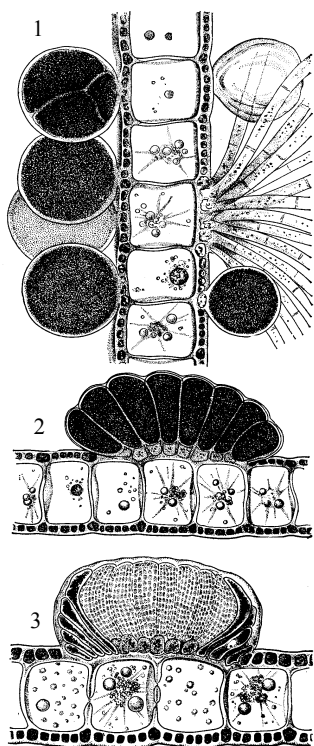


Рис. 125. *Dictyota sp.*: 1 - продольный разрез через таллом спорофита с тетраспорангиями; 2-3 - продольные разрезы через талломы женского и мужского гаметофитов с оогониями и антеридиями

развиваются одногнёздные спорангии - тетраспорангии, в которых в результате мейоза образуются по четыре неподвижные тетраспоры, прорастающие затем в гаметофиты.

В Чёрном море широко распространена Падина павлинья (*Padina pavonia*, рис. 126). Веерообразный таллом Падины отличается краевым ростом за счёт деятельности многих инициальных клеток, находящихся на краю закрученной внутрь части таллома. На поверхности таллома хорошо выражены концентрические полосы, соответствующие рядам волосков. Кроме того, таллом инкрустирован карбонатом кальция. Цикл развития такой же, как и у Диктиоты, с той разницей, что гаметофит обоеполый - оогонии и антеридии образуются на одном растении.

Порядок Ламинариеподобные - *Laminariales*

Цикл развития гетероморфный с преобладанием крупного спорофита. Гаметофиты микроскопические.

Таллом крупный, 0,5-6 м длины, отдельные виды имеют талломы от 20 до 50 м. Он состоит из одной или нескольких пластин, расположенных на простом или разветвлённом стволе, прикрепляющимся к грунту диском или разветвлёнными ризоидами. В месте перехода пластины в ствол находится интеркалярная меристема, за счёт деятельности которой нарастает как пластина, так и ствол. Пластина растёт очень быстро, до 10 см в сутки. У многолетних представителей зимует ствол с ризоидами, а пластина ежегодно отмирает и заменяется новой.

Виды рода Ламинария (*Laminaria sp.*, рис. 129,1) широко распространены в северных морях. Таллом имеет довольно сложное тканевое строение. Он состоит из мелкоклеточной наружной коры, под которой располагается крупноклеточная внутренняя кора. Центральную часть занимает сердцевина, образованная рыхлым сплетением нитей, идущих как от одного слоя коры к противоположному, так и вдоль оси таллома. Эти нити называются трубчатыми нитями, а расширенные места соединения клеток этих нитей - ситовидными пластинами. Нити выполняют проводящую

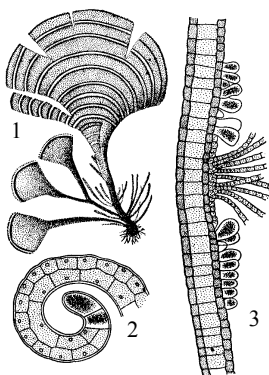


Рис. 126. *Padina pavonia*: 1 - внешний вид; 2 - разрез через край таллома с меристемой; 3 - таллом с сорусом спорангиев

функцию. В коре многих видов располагаются слизистые каналы, образующие сеть, петли которой вытянуты вдоль продольной оси (рис. 127).

При размножении на поверхности пластины группами (сорусами) формируются одноклеточные многогнездные зооспорангии, чередующиеся с бесплодными булавовидными клетками - парафизами (рис. 128). В спорангиях путём мейоза формируются зооспоры, имеющие типичное строение: два неравных боковых жгутика, один из которых перистый. Из зооспор вырастают раздельнополые гаметофиты в виде многоклеточных одноклеточных стелющихся нитей. Мужские гаметофиты сильнее разветвлены и мельче женских. Половой процесс - оогамия. На мужских гаметофитах формируются одноклеточные антеридии, в которых образуется один сперматозоид. На женских гаметофитах формируются одноклеточные оогонии, каждый из которых образует по одной яйцеклетке, которая по созреванию выходит через отверстие на вершине оогония, но не отделяется от него, а остаётся прикрепленной к краям отверстия. После оплодотворения из зиготы вырастает спорофит.

Одним из наиболее крупных талломов,

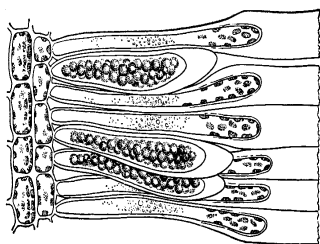


Рис. 128 Зооспорангии с парафизами на пластинке Ламинарии

достигающим в длину 60 м, обладает Макроцистис (*Macrocystis sp.*, рис. 129,2), распространённый в морях южного полушария. Таллом имеет длинный, тонкий (до 1 см в диаметре) ствол, который образует в верхней части односторонний ряд "листьев", снабжённых в основании воздушным пузырьком.

Род Нероцистис монотипный, включает один вид - Нероцистис Лютке (*Nereocystis luetkeana*, рис. 129,3), распространённый у Тихоокеанского побережья Северной Америки. У него длинный ствол, достигающий 15-20 м длины, заканчивающийся пузырьком диаметром 15-20 см, от которого отходят листовые пластины до 5 м длины.

Виды рода Алария (*Alaria sp.*, рис. 129,4) характеризуются пластиной с продольным ребром, идущим от ствола до вершины. Сорусы зооспорангиев развиваются на специальных "листочках" - спорофиллах, образующихся на нижней части ствола.

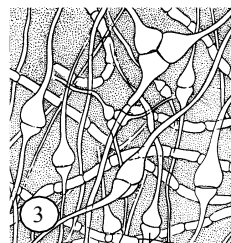
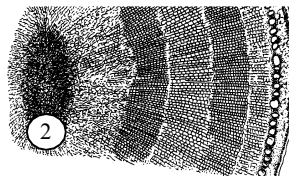
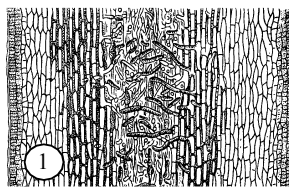


Рис. 127. *Laminaria sp.*: 1 - продольный разрез черешка; 2 - поперечный разрез черешка; 3 - трубчатые нити при большом увеличении

КЛАСС ЦИКЛОСПОРОВИДНЫЕ - *CYCLOSPOROPSIDA*

Объединяет виды, имеющие диплонтный тип цикла развития, характеризующийся отсутствием гаметофита. Считается, что гаметофит

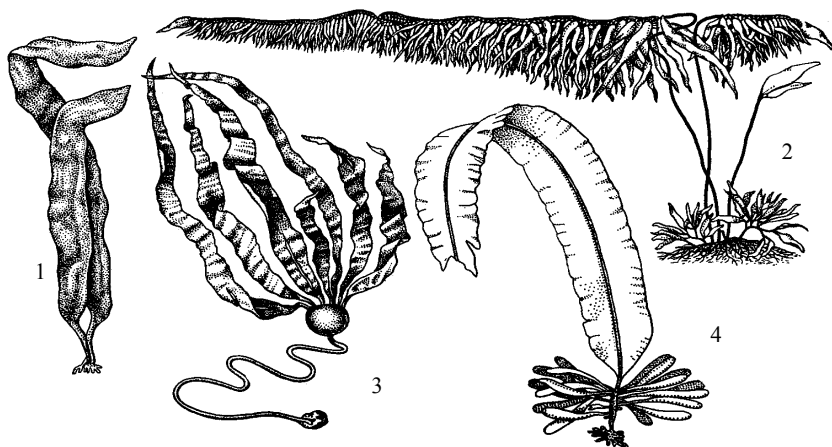


Рис. 129. Ламинариеподобные: 1 - *Laminaria sp.*; 2 - *Macrocystis sp.*; 3 - *Nereocystis luetkeana*; 4 - *Alaria sp.*

развивается в слоевище спорофита в виде слоя, выстилающего углубления рецептакула - скафидии (или концептакула). Однако мейоз происходит при образовании гамет, поэтому выстилающий слой является частью спорофита.

Класс представлен небольшим числом порядков, самым крупным является порядок Фукусоподобные (*Fucales*).

Порядок Фукусоподобные - *Fucales*

Характеризуется верхушечным ростом таллома, отсутствием бесполого размножения при помощи зооспор и оогамным половым процессом. Оогонии и антеридии образуются в специальных образованиях - скафидиях (концептакулах), формирующихся в углублениях рецептакулов - укороченных и утолщённых боковых ответвлениях таллома (рис. 130) Концептакулы сообщаются с внешней

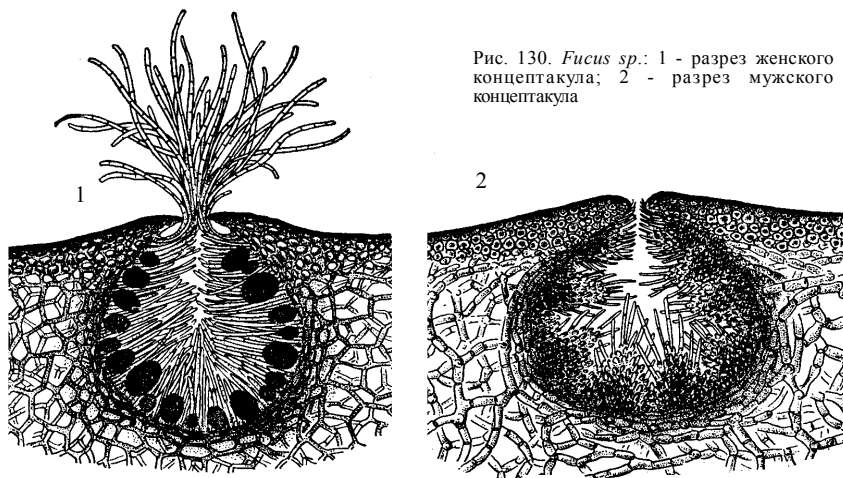


Рис. 130. *Fucus sp.*: 1 - разрез женского концептакула; 2 - разрез мужского концептакула

средой через узкие отверстия. В оогониях формируется от одной до восьми яйцеклеток, в антеридиях - по 64 сперматозоида. Формированию гамет предшествует редукционное деление ядра. При созревании окружённые слизью яйцеклетки и сперматозоиды выходят в воду и здесь происходит оплодотворение. Зигота сразу прорастает в диплоидный таллом.

В северных широтах широко распространены виды рода Фукус (*Fucus sp.*, рис. 131). Таллом плоский, ремневидный, дихотомически ветвящийся, обладающий верхушечным ростом посредством деления 1-8 особых верхушечных клеток, достигает 1 м длины. Вдоль таллома проходит срединная жилка, в нижней части переходящая в "черешок", который прикрепляется к субстрату расширенным основанием. По бокам средней жилки расположены вздутия, наполненные воздухом - воздушные пузыри (у некоторых видов отсутствуют). У разных видов талломы могут быть обоеполыми или раздельнополыми.



Рис. 131. *Fucus sp.*: 1 - рецептакул



Рис. 132. *Sargassum sp.*

Наиболее сложное морфологическое расчленение таллома наблюдается у видов рода Саргассум (*Sargassum sp.*, рис. 132), широко распространённых в тёплых морях южного полушария. Стволик, прикрепленный к субстрату подошвой, моноподиально ветвится и несёт уплощённые листовидные образования, шаровидные воздушные пузыри на специальных стебельках и рецептакулы. Вегетативное размножение приводит в некоторых участках океана к образованию громадных скоплений талломов водорослей (Саргассово море).

Бурые водоросли - древняя группа низших растений, ископаемые остатки которых известны из отложений силура и девона. Среди них не прослеживается последовательное развитие типов организации таллома от монадного к нитчатому и пластинчатому, здесь представлены только высшие ступени морфологической дифференциации таллома - гетеротрихальная и паренхиматозная. Возможно, что более простые формы (монадные, коккоидные, нитчатые) вымерли в ходе эволюции.

Отдел *Phaeophyta* - естественная группа, по своей морфологии хорошо отличающаяся от остальных отделов водорослей, но по ряду признаков (наличию хлорофиллов *a* и *c*, отсутствию хлорофилла *b*, расположению тилакоидов в хлоропластах (трехтилакоидные ламеллы), по сходным продуктам запаса (ламинарин, хризоламинарин), по строению монадных клеток с гетероконтными и гетероморфными жгутиками) Бурые водоросли обнаруживают сходство с Золотистыми (*Chrysophyta*), Желто-зелеными (*Xanthophyta*), Диатомовыми (*Bacillariophyta*) водорослями. На этом основании некоторые авторы рассматривают перечисленные

группы водорослей в ранге классов в пределах одного большого отдела *Ochrophyta* (*Chromophyta*). Существование монадных клеток в жизненном цикле Бурых водорослей позволяет выводить их, так же как и остальные перечисленные таксоны, из первичных фотосинтезирующих жгутиконосцев с преобладанием бурых пигментов.

Относительно родственных связей порядков в пределах отдела Бурых водорослей и расположения их в системе единого взгляда нет. Согласно одной из схем филогенеза Бурые водоросли - группа дифилетическая: от исходных форм возникли две ветви развития, одна из которых характеризуется интеркалярным ростом, а другая - верхушечным. Эволюционные отношения этого отдела представлены на рисунке 133.

Наиболее примитивными формами с интеркалярным ростом являются представители порядка Эктокарпоподобных (*Ectocarpales*). От них произошли Кутлериеподобные (*Cutleriales*), сближающиеся с ними размножением зооспорами (развиваются в одноклеточных зооспорангиях), а также подвижными гаметамии (развиваются в многокамерных гаметангиях). Наиболее высокоорганизованными водорослями этой линии являются Ламинариеподобные (*Laminariales*). Половое воспроизведение в этой линии эволюционировало от изогамии Эктокарпоподобных к гетерогамии Кутлериеподобных и далее к оогамии Ламинариеподобных.

Вторая линия эволюции Бурых водорослей, для которой характерен верхушечный рост, представлена Сфацеляриеподобными (*Sphaecelariales*), Диктиотоподобными (*Dictyotales*) и Фукусоподобными (*Fucales*). Представители первых двух порядков являются изогенератными водорослями, для Фукусоподобных (*Fucales*) характерно отсутствие чередования генераций, полное подавление спорообразования на диплоидной фазе и размножение исключительно половым путем при помощи гамет, развивающихся на спорофите. Поэтому в некоторых филогенетических схемах Фукусовые выделяются обособленно в третью линию эволюции.

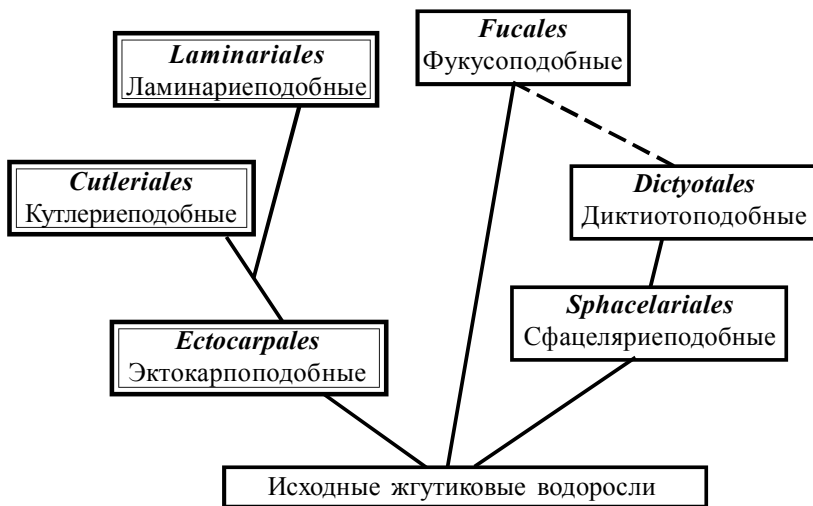


Рис. 133. Филогенетические отношения отдела *Phaeophyta*

ОТДЕЛ КРИПТООБРАЗНЫЕ - *CRYPTOPHYTA*

В подавляющем большинстве одноклеточные монадные представители с дорсовентральным строением. Дорсальная (спинная) сторона клеток выпуклая, вентральная (брюшная) - уплощённая, с продольной бороздой. У некоторых представителей на переднем конце клетки имеется глотка (рис. 134).

Основные фотосинтезирующие пигменты - хлорофиллы *a* и *c*. Зелёный цвет маскируется наличием добавочных пигментов - ряда каротиноидов и фикобилиопротеинов, локализованных внутри тилакоидов. В одной клетке может присутствовать или фикоциан, или фикоэритрин. Из-за того, что фикобилисомы отсутствуют, фикобилипротеины располагаются во внутритилакоидных пространствах, из-за чего тилакоиды толще, чем у других водорослей. Также имеется несколько уникальных ксантофиллов, таких, как аллоксантин. Встречаются α - и β -каротины, крококсантин, зеаксантин, монадоксантин.

Хроматофоры одеты двумя собственными мембранами и двумя мембранами хлоропластной ЭПС. Когда хроматофор расположен рядом с ядром, наружная мембрана хлоропластной ЭПС переходит в наружную мембрану ядра. Ламеллы двух или трёхтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. В клетках находится один или два хроматофора, окрашенные в разные цвета - от сине-зелёного до жёлто-бурого, коричневого и тёмно-красного. Иногда хроматофоры отсутствуют. В хроматофорах могут быть пиреноиды, в которые заходят ламеллы из одного или двух тилакоидов.

Между двумя парами мембран хроматофора находится перипластидное пространство, в котором располагаются рибосомы эукариотического типа, зёрна крахмала и редуцированное ядро - нуклеоморфа. В нуклеоморфе три хромосомы, которые кодируют процессы, необходимые для существования самой нуклеоморфы, она одета двойной мембраной и имеет ядрышко. Нуклеоморфа делится во время деления ядра раньше, чем хроматофор, деление amitotическое без образования веретена деления из микротрубочек. Дочерние нуклеоморфы мигрируют в противоположные концы хроматофора, таким образом после деления пластиды каждая новая получает свою нуклеоморфу. Наличие нуклеоморфы, перипластидного пространства и строение оболочек хроматофора свидетельствует о вторичном симбиотическом происхождении хроматофоров Криптообразных, когда бесцветная фаготрофная флагеллята поглотила эукариотическую красную водоросль, которая затем трансформировалась в пластиду. Две внутренние мембраны интерпретируются как мембраны хроматофора красной водоросли, третья - как плазмалемма эндосимбионта (красной водоросли), наружная, четвёртая - как мембрана пищеварительной вакуоли клетки-хозяина.

Стигма встречается не у всех представителей. Она связана с хроматофором, но не связана с жгутиковым аппаратом, состоит из большого числа пигментных глобул, расположенных параллельными рядами. Запасной продукт - крахмал, который откладывается в перипластидном пространстве. Как и у Красных водорослей, он содержит больше амилопектина, чем амилозы, с йодом даёт красное окрашивание. В цитоплазме имеется единственная сетчатая митохондрия с пластинчатыми кристами.

Жгутики парные, расположены на переднем конце тела. При движении они или оба направлены вперёд, или один - вперёд, другой - назад. На жгутиках имеются особые мастигонемы, которые могут располагаться

в два супротивных ряда на длинном жгутике, в один ряд на коротком, либо в один ряд на каждом. Переходная зона содержит две или более пластинчатые структуры (септы) ниже точки, где заканчиваются центральные микротрубочки. Корешковая система представлена ризостилем, состоящим из 6-10 микротрубочек, соединённых сократительными фибриллами, который идёт вглубь клетки, трёх микротрубочковых корешков и фибриллярного корешка, прилегающего к одному из микротрубочковых (рис. 135).

Митоз открытый, ядрышко не исчезает, центриоли отсутствуют. Область полюса веретена уплощена и ограничена цистернами ЭПС.

Клеточные покровы представлены перипластом, который состоит из плазмалеммы и дополнительного белкового материала, расположенного над и под плазмалеммой. Внутриклеточная часть перипласта может иметь форму чехла, или состоять из пластинок. Пластинки прикрепляются к плазмалемме с помощью округлых или многоугольных внутримембранных частиц. Наружный компонент перипласта может состоять из пластинок, чешуй, слизи или их комбинации. В области глотки перипласт отсутствует.

Форма клеток разнообразная - яйцевидная, эллипсоидная, грушевидная, веретеновидная и др. Передний конец более или менее

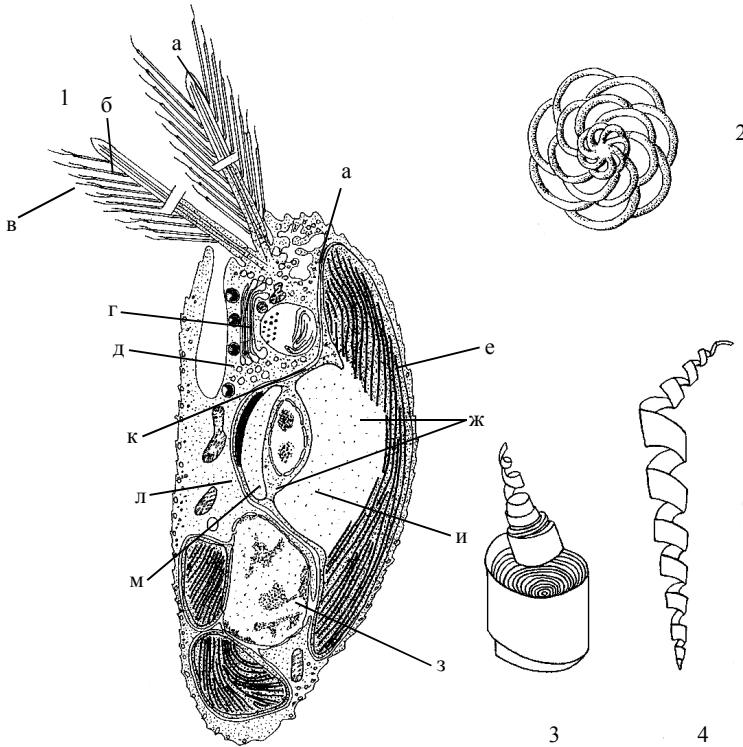


Рис. 134. Строение клетки *Cryptomonas* sp.: 1 - продольный разрез через клетку; 2 - розеточная чешуйка; 3 - трихоциста до раскручивания; 4 - трихоциста в процессе раскручивания. а - длинный жгутик; б - короткий жгутик; в - мастигонома; г - трихоциста; д - глотка; е - хроматофор; ж - пиреноид; з - ядро; и - нуклеоморфа; к - тельце Мора; л - митохондрия; м - крахмал

скошен, от него отходит продольная борозда, которая не доходит до заднего конца. Здесь же имеется мешковидная глотка, по краю которой располагаются трихоцисты. Трихоцисты (эжектосомы) могут также располагаться и по периферии клетки, но там они меньших размеров. Эти структуры окружены мембраной и внутри содержат две ленты, скрученные рулоном (цилиндры). Более крупный цилиндр состоит из намотанного по спирали лентовидного мембранного материала, вверху он образует V-образное углубление, в котором находится второй цилиндр. При раздражении туго скрученные ленты распрямляются, разрывают мембрану и перипласт. Сначала выбрасывается маленький цилиндр и вытягивает за собой большой. Образуются эжектосомы в пузырьках Гольджи.

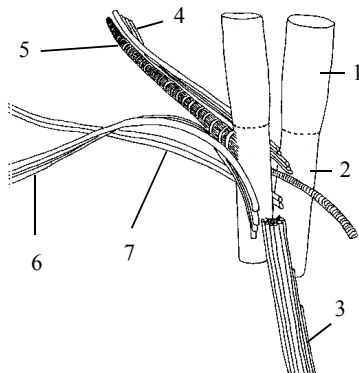


Рис. 135. Схема строения жгутикового аппарата: 1 - жгутик; 2 - базальное тело; 3 - ризостиль; 4 - микротрубочковый корешок; 5 - фибриллярный корешок; 6 - четырёхтрубочковый корешок; 7 - двухмикротрубочковый корешок

На переднем конце клетки расположены сократительные вакуоли, изливающие своё содержимое в глотку или борозду. В клетках также имеются два тельца Мора, функция которых неизвестна. Они имеют много мембран и фибрилл, и, возможно, вовлечены в процесс деструкции клеточных органоидов, особенно отработанных трихоцист.

Среди Крптообразных встречаются автотрофы и гетеротрофы с

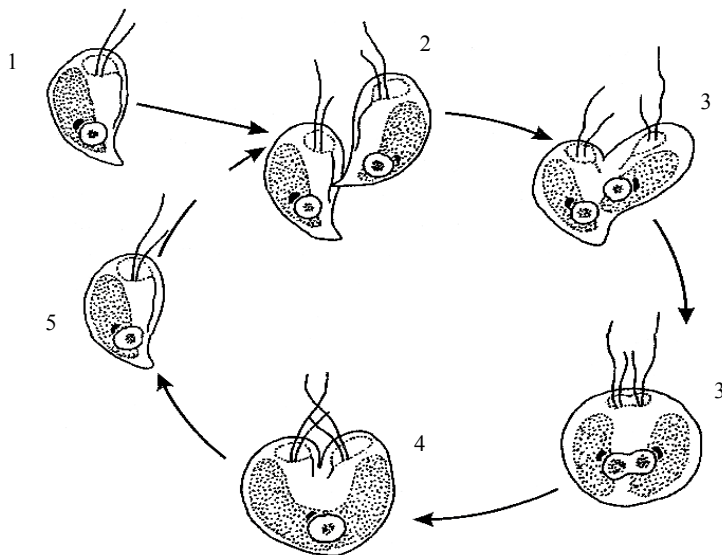


Рис. 136. Цикл развития *Chroomonas acuta*: 1 - клетка; 2 - слияние клеток; 3 - зигота; 4 - мейоз; 5 - новая клетка

миксотрофным и фаготрофным питанием. У фаготрофных видов для захвата и удерживания бактериальной клетки образуются специализированные вакуоли. Бактерия втягивается в вакуоль через маленькую пору в глотке, где отсутствуют перипластные пластинки.

Основной способ размножения - деление клетки пополам с помощью борозды деления, при этом впячивание плазмалеммы начинается с заднего конца клетки. Чаще всего делящаяся клетка сохраняет подвижность. Иногда при избытке света образуются покоящиеся стадии. Известен половой процесс, при котором вегетативные клетки функционируют как гаметы. Слияние клеток происходит по брюшной стороне, причём задний конец одной клетки прикрепляется к середине другой (рис. 136). Когда клетки полностью сольются, формируется четырёхугольная зигота. Затем она делится мейозом.

Криптофитовые - типичные представители планктона, изредка встречаются в иле солёных озёр и среди детрита в пресных водоёмах. Они играют важную роль в холодных водах, особенно зимой и ранней весной. Некоторые виды способны вегетировать на поверхности льда и снега. Пресноводные представители предпочитают искусственные и естественные водоёмы со стоячей водой - отстойники, различные пруды, реже встречаются в водохранилищах и озёрах. Представители отдела играют значительную роль в водоёмах в круговороте кислорода, углерода, азота, в синтезе органического вещества. Ими питаются различные представители зоопланктона. Они обитают в качестве эндосимбионтов в миксотрофных инфузориях.

В настоящее время известно более 200 видов. В современной альгологической литературе отдел включает один класс. Наиболее распространёнными являются представители нескольких родов.

Род Родомонас (*Rhodomonas sp.*, рис. 137,1) включает монадные организмы с единственной пластидой обычно красного цвета, в которой имеются пиреноиды. Борозда развивается в трубчатую глотку, возле борозды находятся несколько крупных эжектосом. Рано весной водоросли формируют иногда заметные красные приливы в пресных озёрах.

Род Хроомонас (*Chroomonas sp.*, рис. 137,2) - пресноводные и морские

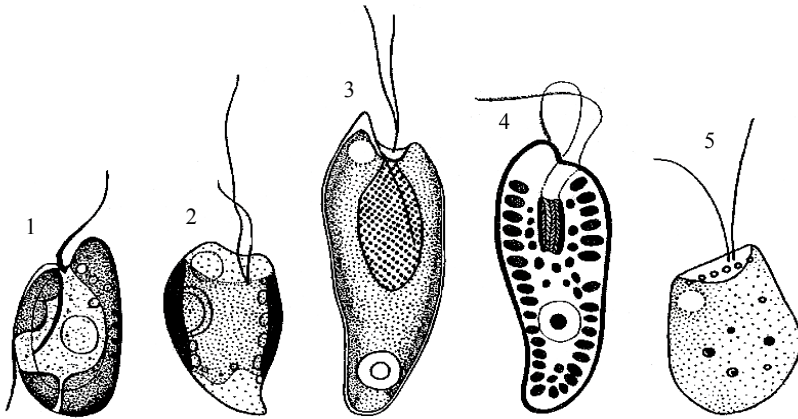


Рис. 137. Криптофитовые водоросли: 1 - *Rhodomonas sp.*; 2 - *Chroomonas sp.*; 3 - *Cryptomonas sp.*; 4 - *Chilomonas sp.*; 5 - *Goniomonas sp.*

водоросли с единственной Н-образной пластидой голубого, синего или сине-зелёного цвета, с пиреноидом в мостике. Борозда отсутствует, но глотка имеется. У некоторых представителей встречаются пищеварительные вакуоли с бактериями, некоторые виды имеют стигму.

Виды рода Криптомонас (*Cryptomonas sp.*, рис. 134, 137,3) распространены в морском и пресноводном планктоне, их клетки содержат две пластиды преимущественно бурого или оливкового цвета, имеются пиреноиды. Вокруг борозды расположены трихоцисты.

Виды рода Хиломонас (*Chilomonas sp.*, рис. 137,4) встречаются в водоёмах, богатых органикой. Клетки бесцветные, с лейкопластом, в котором отсутствуют тилакоиды, но в перипластидном пространстве имеется нуклеоморфа и откладывается крахмал не смотря на осмотрофное питание и отсутствие пигментов. Оба жгутика имеют один ряд мастигоном. Внутренний слой перипласта представлен чехлом. Несколько эжектосом расположены вдоль глотки.

Род Гониомонас (*Goniomonas sp.*, рис. 137,5) также включает бесцветные клетки, сжатые с боков, не имеющие пластид. На перипласте видны несколько продольных полос. На переднем конце клетки в виде кольца располагаются крупные эжектосомы, в то время как мелкие эжектосомы расположены под плазмалеммой. Имеется борозда, глотка. Жгутики отходят от переднего конца тела со спинной стороны, они без мастигоном, покрыты фибриллярными волосками. Некоторые представители способны к фагоцитозу.

Эволюционно наиболее примитивными считаются формы, близкие к роду *Goniomonas*. Эти бесцветные представители способны к фагоцитозу, у них отсутствует нуклеоморфа и пластиды. Предполагается, что пластиды у Криптообразных появились в результате вторичного симбиоза с эукариотическими *Rhodophyta*, что подтверждается филогенетическим анализом при сравнении их пластидного генома. Эволюция внутри таксоны шла по пути формирования глотки от безглоточных организмов. Глотка формировалась за счёт смыкания краёв борозды, начиная у заднего конца. Полное исчезновение борозды, но наличие глотки представлено у *Chroomonas*. В процессе эволюции происходил постепенный переход к гетеротрофности, что привело к образованию рода *Chilomonas*, у которого редуцирована борозда, развита глотка и имеются лейкопласты. В целом отдел стоит в системе обособленно, отличаясь от других водорослей строением ядра, жгутикового аппарата, наличием нуклеоморфы, составом пигментов, биохимическими особенностями.

ОТДЕЛ ПРИМНЕЗИЕОБРАЗНЫЕ - *PRYMNESIOPHYTA*

Отдел представлен одноклеточными монадными организмами, реже встречаются колониальные представители. Форма клеток варьирует от округлой до овальной и уплощённой. В цикле развития у некоторых представителей могут присутствовать коккоидные, нитчатые, амебоидные и пальмеллоидные фазы. У некоторых видов известен антителический тип цикла развития с гетероморфной сменой генераций.

Основные пигменты - хлорофиллы *a* и *c*, из дополнительных наиболее важен фукоксантин и его производные, присутствуют β -каротин, диадиноксантин и диатоксантин. Хроматофор покрыт четырьмя мембранами, наружная мембрана хлоропластной ЭПС переходит в наружную мембрану ядра. В перипластидном пространстве имеется перипластидная сеть, состоящая из комплекса анастомозирующих тубул. Ламеллы трёхтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует.

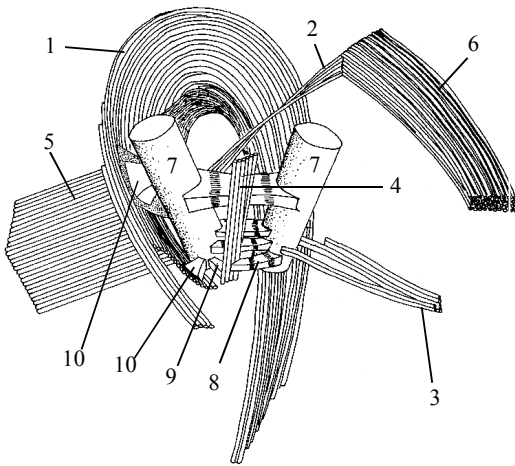


Рис. 138. Схема строения жгутикового аппарата: 1,2,3 - первый, второй и третий микротрубочковые корешки; 4 - гаптонема; 5,6 - дополнительные трубочки первого и второго корешков; 7 - базальное тело; 8 - соединение базальных тел; 9 - соединение базального тела и гаптонемы; 10 - соединение базального тела и корешка

жгутика, расположенных апикально, субапикально или латерально. Жгутики чаще всего гладкие, реже длинный жгутик покрыт тонкими волосками и сферическими или овальными чешуйками. Жгутики имеют типичное строение, но отличаются разнообразием переходной зоны - с одной, двумя или без поперечных пластин. Также разнообразна корешковая система, имеющая разное количество микротрубочковых корешков (рис. 138). Отличительной особенностью жгутикового аппарата является наличие гаптонемы, имеющей вид тонкой нити, расположенной между жгутиками, иногда она редуцирована до маленького хоботка. По структуре гаптонемы значительно отличается от жгутиков. В её центре расположены 5-8 микротрубочек, окружённых каналом ЭПС.

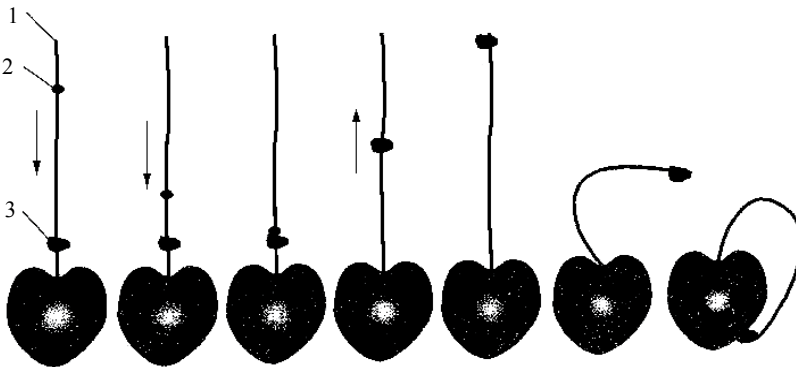


Рис. 139. Последовательность поглощения пищевых частиц, начиная от прилипания их к гаптонеме: 1 - гаптонема; 2 - пищевая частица; 3 - центр агрегации частиц

Хроматофорная ДНК в виде гранул расположена в строме. Часто имеется пиреноид, в который заходит ламелла с двумя тилакоидами. У многих видов в хроматофоре имеется глазок, состоящий из ряда пигментных глобул, но он может находиться и вне хроматофора. Запасные продукты - хризоламин, который откладывается вне хроматофора, липиды, у некоторых представителей - парамилон. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз ацентрический, открытый или закрытый.

Клетка делится с образованием борозды деления. Она имеет два равных или неравных

Микротрубочки гаптонемы отходят от базального тела одного из жгутиков, но у неё обнаружены и собственные фибриллярные корешки. Гаптонема участвует в фаготрофии. Частицы пищи прилипают к гаптонема за счёт группы сахаров на её поверхности и передвигаются к основанию, где расположен центр агрегации частиц. Сформировавшаяся крупная частица передвигается к концу гаптонема, затем гаптонема загибается к заднему концу клетки, где формируется пищеварительная вакуоль (рис. 139).

Особенностью строения клетки Примнезиобразных является наличие органических или неорганических чешуек, располагающихся на поверхности плазмалеммы. Органические чешуйки в виде фибрилл образуют два слоя, из которых верхний имеет радиально расположенные фибриллы, а нижний - концентрически. У некоторых представителей образуются дискообразные или эллиптические целлюлозосодержащие чешуйки.

Многие виды формируют кальцинированные неорганические чешуйки - кокколиты в виде дисков, колец, грибовидных, палочковидных образований и т.д. Они образуются внутри клетки, а затем выходят на её поверхность, где располагаются в один слой. Различают гетероккокколиты, формирующиеся внутри клетки из везикул аппарата Гольджи, и голококколиты, формирующиеся внеклеточно. Гетероккокколиты обычно более крупные и крепкие.

Многие Примнезиобразные помимо фототрофного способны к осмотрофному и фаготрофному питанию. Большинство обитает в морях, встречаются на глубине до 200 м. В полярных и умеренных водах они играют значительную роль как продуценты. В ископаемом состоянии известно большое количество видов, сохранившихся благодаря известковым чешуйкам. Ими образованы пласты известняков, современные океанические отложения, а также многие породы на материках. Их мощность может достигать нескольких сотен метров.

Отдел насчитывает два класса:

Класс Павлововидные - *Pavlovopsida* (*Pavlovophyceae*)

Класс Примнезиовидные - *Prymnesiopsida* (*Prymnesiophyceae*)

КЛАСС ПАВЛОВОВИДНЫЕ - PAVLOVOPSIDA

Исключительно монадные гетероконтные водоросли. Жгутики прикрепляются субапикально или почти латерально, гаптонема короткая, трудно различимая в световой микроскоп. Длинный жгутик может быть покрыт тонкими волосками или маленькими плотными тельцами - модифицированными чешуйками. У некоторых представителей имеется глазок, расположенный в хроматофоре или вне него. Клетки обычно не покрыты органическими чешуйками, а если они встречаются, то имеют отличительные особенности. Плазмалемма имеет удлинённое впячивание, которое формирует закрытый канал, открывающийся около гаптонема. Он выполняет функцию удаления ненужного материала из клетки. Митоз закрытый, центрами организации микротрубочек служат фибриллярный корешок длинного жгутика. Кинетохоров нет.

Класс содержит один порядок с четырьмя родами.

Порядок Павлоподобные - Pavloales

Характеристика порядка совпадает с характеристикой класса. Род Павлова (*Pavlova sp.*, рис. 140) включает одноклеточных жгутиконосцев с короткой гаптонемой, способных при определённых условиях формировать пальмеллоидную стадию. Клетки при движении могут

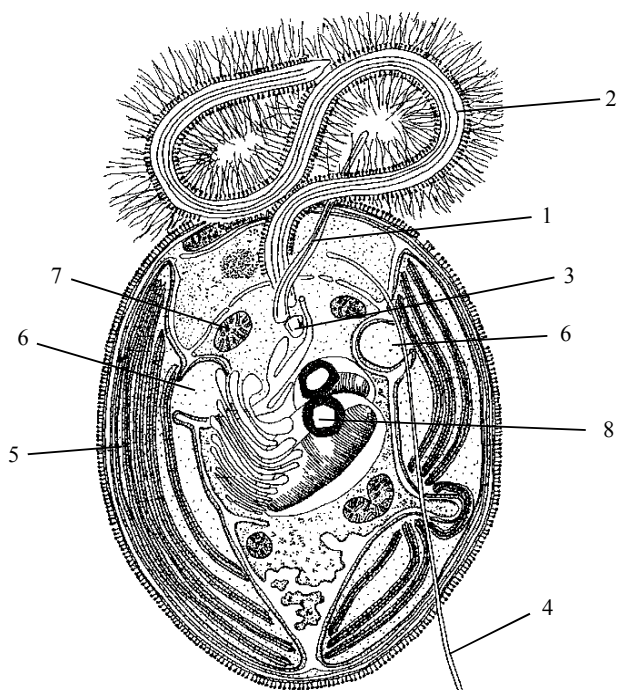


Рис. 140. Строение клетки *Pavlova sp.*: 1 - гаптонема; 2 - длинный жгутик; 3 - короткий жгутик; 4 - филламент; 5 - хроматофор; 6 - пиреноид; 7 - митохондрия; 8 - полифосфаты

менять форму. Длинный жгутик покрыт частицами или тонкими волосками, около жгутика расположена глоткообразная зона. Поверхность клетки покрыта головчатыми или грибообразными структурами. Глазок расположен вне пластиды. Большинство представителей обитают в солоноватых водоёмах, но встречаются и в пресных.

КЛАСС ПРИМНЕЗИЕВИДНЫЕ - *PRYMNESIOPSIDA*

Монадные водоросли с почти изоконтными или изоконтными апикальными жгутиками. Гаптонема разной длины или отсутствует. Органические чешуйки плоские, пластинчатые, со временем могут приобретать сложные формы, у ряда видов образуются кокколиты. В клетке обычно два хроматофора, глазок отсутствует. Митоз открытый. Известны сложные циклы развития с чередованием гаплоидного и диплоидного поколения и нескольких альтернативных жизненных форм, заселяющих различные местообитания. Обычны в планктоне морей, встречаются в солоновато-водных и пресноводных водоёмах.

Порядок Феоцистоподобные - *Phaeocystales*

Представлен одним родом Феоцистис (*Phaeocystis globosa*, рис. 141), включающим одноклеточных жгутиконосцев с короткой гаптонемой и двумя типами органических чешуек. Цикл развития сложный, с

подвижными и неподвижными фазами. Неподвижные формируют колонии, в которых у клеток обычно отсутствуют гаптонемы и чешуйки. Двужгутиковые клетки имеют крупные везикулы, внутри которых расположено пять хитиновых нитей. При выделении нити раскручиваются и образуют пятилучевую звезду. Функция хитиновых нитей неизвестна, их рассматривают как возможные аналоги эжектосом и трихоцист. Виды рода способны формировать цветение в Северном море и других океанических водах северных широт, на их долю приходится 10% глобального уровня диметилсульфидов в атмосфере.

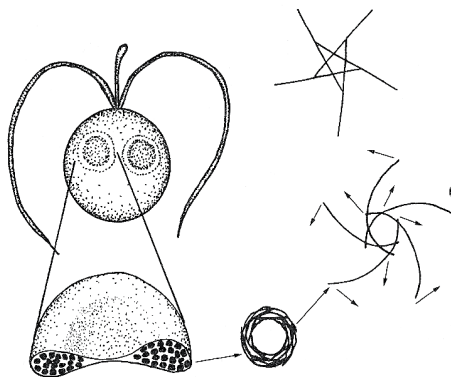


Рис. 141. *Phaeocystis globosa*: плавающая клетка с двумя вакуолями, содержащими скрученные хитиновые нити, которые распрямляются при выбрасывании

Порядок Примнезиоподобные - *Prymnesiales*

Подвижные клетки с двумя более или менее равными жгутиками и хорошо развитой гаптонемой. Клетки покрыты чешуйками, от простых до сложных, редко чешуйки отсутствуют.

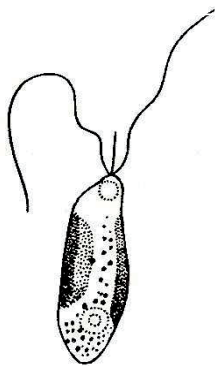


Рис. 142. *Pymnesium* sp.: внешний вид

Род Примнезиум (*Pymnesium* sp., рис. 142) представлен монадными клетками, покрытыми органическими чешуйками и с короткой гаптонемой. Представители устойчивы к широкому диапазону солёности. Некоторые образуют галактолипидные токсины, вызывающие гибель рыб.

В морях широко распространены виды рода Хризохромулина (рис. 143), некоторые из которых могут формировать амебоидные стадии. Жгутики у клеток одинаковой длины, иногда длиннее жгутиков. Многие виды миксотрофны, что способствует выживанию в условиях короткого освещения полярных широт. Поверх оболочки откладываются различные органические чешуйки. Размножаются делением пополам.

Порядок Кокколитофоридаподобные - *Coccolithophoridales*

Отличительной особенностью представителей порядка является отложение в оболочке различных по величине и форме известковых образований - кокколитов. Клетка снабжена двумя длинными, тонкими хрупкими неравными жгутиками, гаптонема короткая или отсутствует,

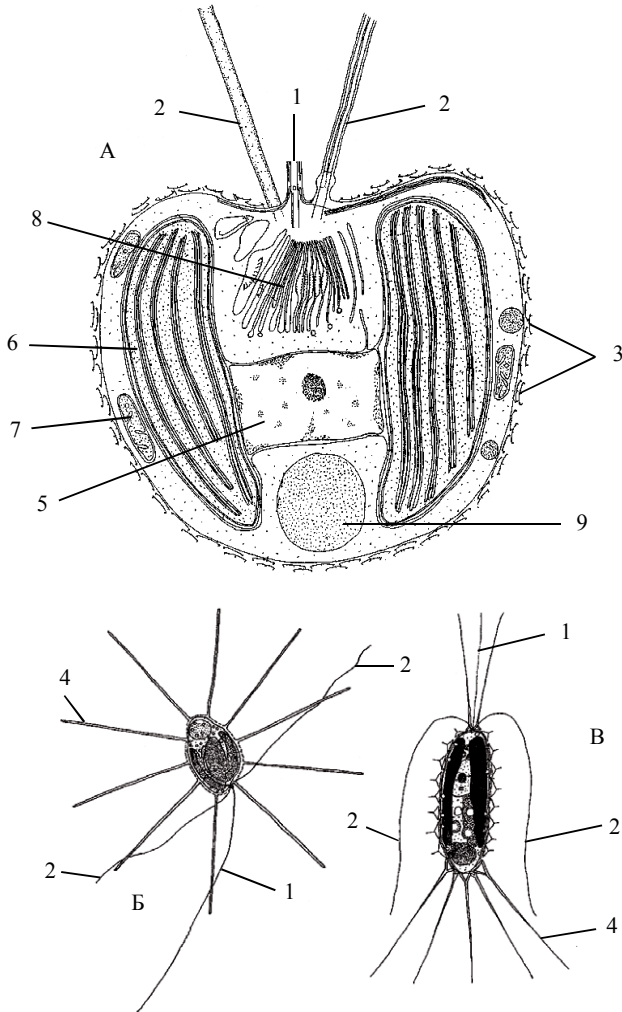


Рис. 143. Строение клетки и внешний вид *Chrysochromulina* sp. (A), *Ch. ericina* (Б) и *Ch. pringsheimii* (B): 1 - гаптогема; 2 - жгутики; 3 - органические чешуйки; 4 - чешуйки с шипом; 5 - ядро; 6 - хроматофор; 7 - митохондрия; 8 - аппарат Гольджи; 9 - вакуоль с хризоламинарином

жгутики имеют сложную корешковую систему. Некоторые виды, кроме монадной, могут иметь коккоидную или нитчатую фазы в цикле развития. Кокколитофоридоподобные (рис. 144) обитают в морях и океанах в толще воды от поверхности до 150 м глубины. Клетки водорослей имеют чрезвычайно малые размеры от 0,25 до 30 мкм. В одном литре воды иногда содержится до 100 млн. экземпляров. Отмирая, клетки опускаются на дно и образуют отложения мергелей и известняков. Некоторые известняки на 50-75% состоят из кокколитов - остатков панциря клеток.

Типичным представителем является Кокколит пелагический (*Coccolithus pelagicus*, рис. 144,2), широко распространённый во всех

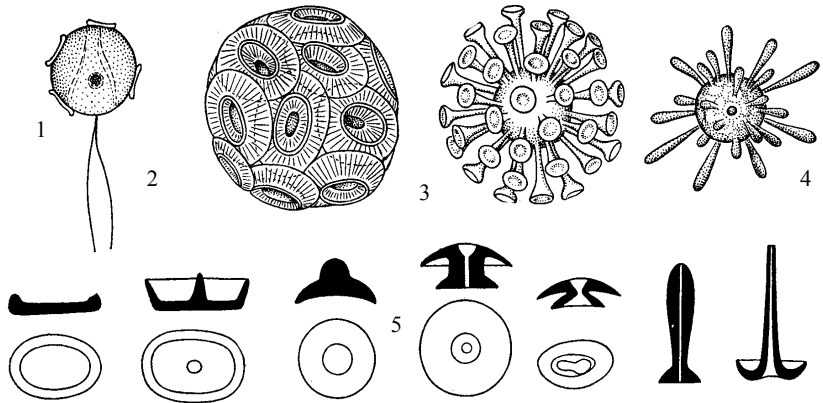


Рис. 144. Строение Кокколитофоридоподобных: 1 - *Pontosphaera huxleyi*; 2 - *Coccolithus pelagicus*; 3 - *Discosphaera thomsonii*; 4 - *Rhabdosphaera claviger*; 5 - типы кокколитов.

морях и океанах. Виды этого рода принадлежат к важнейшим продуцентам органического вещества в мировом океане.

Ископаемые кокколиты отмечены в мезозое и были обильны на протяжении большей части юры. Максимального разнообразия группа достигла в позднем мелу, после чего последовало резкое вымирание. Считается, что наиболее примитивными являются двужгутиковые одноклеточные таксоны с гаптонемой, от которых произошли формы без гаптонемы или с редуцированной гаптонемой. Примнезиевидные родственно связаны с Золотистыми водорослями и рассматривались в их составе. Однако они имеют свои отличительные особенности - наличие гаптонемы, отсутствие жгутиков с трёхчастными мастигонемами, отсутствие опоясывающей ламеллы, отсутствие парабазального вздутия, тип митоза и др., наряду с данными геносистематики позволяющими выделять их в самостоятельную эволюционную ветвь.

ОТДЕЛ ДИНООБРАЗНЫЕ - *DINOPHYTA*

Доминирующей структурой таллома является монадная. Основные фотосинтезирующие пигменты – хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные – перидинин, диадноксантин и диноксантин. Хроматофоры окрашены в желто-бурый цвет, определяемый дополнительными пигментами. Хроматофоры имеют трёхмембранную оболочку и трёхтилакоидные ламеллы, опоясывающая ламелла отсутствует, встречаются пиреноиды различной формы.

Форма хроматофоров может быть самой разнообразной - дисковидной, пластинчатой, ленточной и др., располагаться они могут постенно или радиально от центра клетки. Имеется пять видов пластид:

1. Наиболее часто встречаются перидининсодержащие пластиды, окружённые тремя мембранами. В этих пластидах обнаружена форма II Рубиско, известная у некоторых бактерий. Хроматофорный геном сильно редуцирован (менее 20 действующих генов). Имеются также и другие пигменты - β -каротин, диадноксантин, диноксантин и другие каротиноиды;

2. Пластиды, содержащие производные фукоксантина - гексаноилфукоксантина и бутаноилфукоксантина, перидинин отсутствует (виды родов *Karenia* и *Karlodinium*);

3. Пластиды, покрытые двумя мембранами (виды рода *Dinophysis*);

4. Пластиды, содержащие фукоксантин как главный каротиноид, встречаются у *Durinskia baltica*. Такие пластиды имеют одну оболочку и набор компонентов, характерный для эукариот - ядро, митохондрии, рибосомы, хроматофоры с хлоропластной ЭПС, трёхтилакоидными ламеллами, опоясывающей ламеллой, хлорофиллом *c* и фукоксантином. Считается, что такие пластиды произошли от диатомовых водорослей в результате третичного эндосимбиоза. В клетках этой водоросли содержатся и трёхмембранные хроматофоры, сильно редуцированные.

5. Зелёные пластиды, известные у *Lepidodinium viride* и *Gymnodinium chlorophorum*. Они покрыты двумя мембранами, содержат хлорофиллы *a* и *b*, ламеллы грановые. Такие хроматофоры произошли в результате эндосимбиоза с зелёной водорослью

Глазок располагается в хроматофоре или в цитоплазме. Митохондрии с трубчатыми кристами. В качестве продуктов запаса откладываются крахмал (у пресноводных видов), липиды и стеролы.

Клетки дорсовентральные, имеют две бороздки: поперечную, охватывающую клетку по кольцу или по спирали, но не смыкающуюся полностью, и продольную, находящуюся на брюшной стороне клетки (рис. 145). Один из жгутиков гладкий, лежит в продольной бороздке, другой - лентовидный, со спирально закрученной аксонемой и параксиальным тяжем с мастигонемами, - в поперечной. Жгутики отличаются тем, что в них имеется дополнительный круг периферических микротрубочек (9+9+2), или увеличивается число центральных трубочек (9+3).

Поперечный жгутик выходит из верхней жгутиковой поры, поворачивает влево, опоясывает клетку, и имеет вид волнистой ленты. Помимо аксонемы в нём присутствует параксиальный тяж, выполняющий механическую функцию. Аксонема расположена по спирали вокруг тяжа, который всегда короче неё. На мембране поперечного жгутика находится ряд длинных простых тонких волосков. Этот жгутик движется короткими периодическими волнами и обеспечивает вращательное движение клетки.

Продольный жгутик выходит из нижней поры и тянется вдоль тела

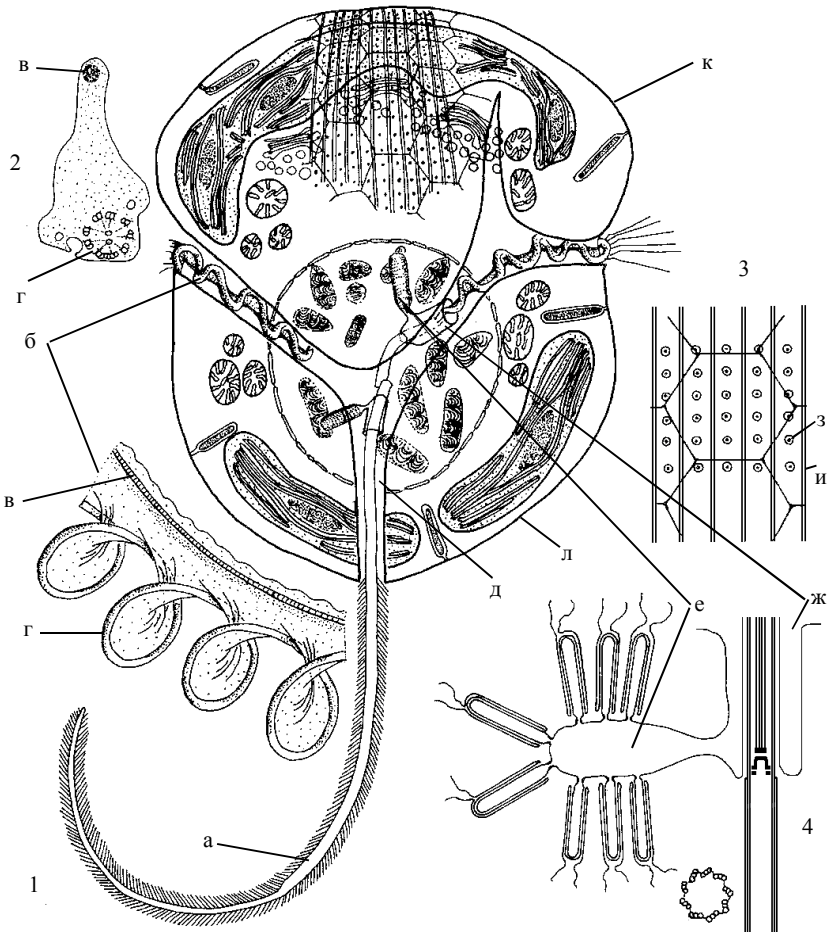


Рис. 145. Строение клетки Динообразных: 1 - клетка с брюшной стороны; 2 - разрез поперечного жгутика; 3 - вид с поверхности текальных везикул; 4 - срез через жгутиковый канал. а - продольный жгутик; б - поперечный жгутик; в - параксиальный тяж; г - аксонема; д - продольная борозда; е - пузула; ж - жгутиковый канал; з - пора; и - микротрубочка; к - эпивальва; л - гиповальва

клетки, выходя за её пределы. Он имеет обычное строение, на его мембране волоски располагаются в два ряда. В этом жгутике может присутствовать параксиальный тяж. Жгутик движется волнообразно, с его помощью осуществляется поступательное движение.

Переходная зона жгутиков у некоторых видов может содержать два параллельных диска при основании двух центральных микротрубочек и одно или два кольца, лежащих ниже. У большинства видов переходная зона представлена сильно изогнутой поперечной пластинкой с мощными периферическими валиками и плохо развитой аксосомой (утолщение в центре пластинки). У некоторых видов имеется не одна, а две поперечные пластинки.

Базальные тела имеют типичное строение. Они могут располагаться

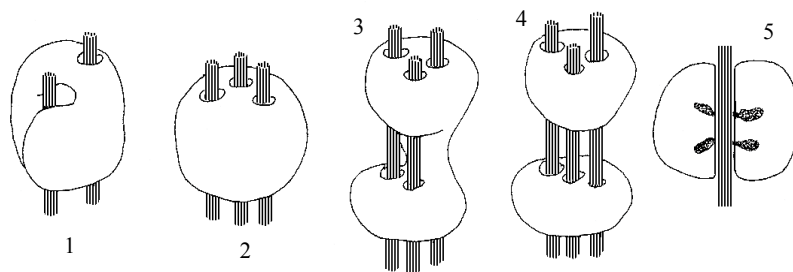


Рис. 146. Митоз у Динообразных: 1,2 - ранний митоз: пучки микротрубочек погружаются в ядро, находясь в цитоплазматических каналах; 3,4 - анафаза: дочерние ядра образуются за счёт перешнуровывания оболочки ядра; 5 - продольный разрез через одну долю анафазного ядра, показывающего две пары дочерних хромосом, которые прикреплены через ядерную оболочку к микротрубочкам веретена, лежащим в цитоплазматическом канале.

под углом почти 180° , перпендикулярно или параллельно друг к другу. От базального тела продольного жгутика начинается лентовидный корешок, состоящий из микротрубочек, проходящий под продольной бороздой. Второй микротрубочковый корешок связан с базальным телом поперечного жгутика. Базальные тела соединены между собой поперечно-полосатым телом.

Ядро носит особое название - динокарион. Для него характерно конденсированное состояние хромосом на протяжении всего митотического цикла. Гистоны хромосом не типичны для эукариотических клеток и содержатся в низких концентрациях, поэтому не образуется нуклеосом, на которые накручиваются нити ДНК, из-за чего хромосомы неоднократно спирализованы, что приводит к образованию толстых нитей. Во время митоза оболочка ядра остаётся интактной и внутрь неё возникают глубокие впячивания, часть из которых образует тоннели, проходя сквозь всё ядро. В этих цитоплазматических каналах образуются микротрубочки, среди которых есть хромосомные и межполюсные. У хромосом отсутствуют центромеры, они прикрепляются к ядерной мембране. Метафазная пластинка отсутствует, деление ядра осуществляется перетягиванием его ядерной мембраной (рис. 146).

Клетка одета особой оболочкой, носящей название амфиесма, представляющая собой совокупность цитоплазматической мембраны и ряда расположенных под ней текальных везикул - уплощённых пузырьков, окружённых одиночной мембраной. Часто везикулы располагаются в строгом порядке и срастаются краями, образуя прочный панцирь. В месте их сращения появляются швы, а на поверхности пластинок - различные неровности (выросты, шипы и др.) Поперечная бороздка делит панцирь на две части - верхнюю (эпивальву) и нижнюю (гиповальву). В амфиесме имеются поры, через которые протопласт общается с внешней средой.

Под текальными везикулами располагается слой микротрубочек, а у многих представителей ещё и добавочный слой, устойчивый к сильным кислотам и основаниям, состоящий из спорополенининовой субстанции. Снаружи от плазмалеммы некоторых видов расположен гликокаликс, состоящий из кислых полисахаридов, а также органические чешуйки. Некоторые Динообразные имеют внутренний кремниевый скелет, который закладывается в силикалемме, но не покрывает клетку сверху от цитоплазматической мембраны, как у Бацилляриобразных.

Питание Динообразных может быть автотрофным и гетеротрофным.

Самым распространённым типом питания является миксотрофия. В целом известно не более 10 видов, не нуждающихся в готовых органических соединениях, встречаются виды, способные к фаготрофии. Около половины известных видов не имеют пластид и являются облигатными гетеротрофами с осмотрфным и фаготрофным способами поглощения. При фаготрофии поглощённые твёрдые частицы перевариваются в пищеварительных вакуолях. Для захвата пищевых частиц имеются специальные органеллы: стебельки (педункли), щупальца (тентакли), поршни (пистоны), вуали (паллиум).

Стебельки - небольшие подвижные выросты, расположенные у основания жгутиков, у фаготрофных видов они выполняют сенсорные функции и функции прикрепления к субстрату.

Щупальца - удлинённые образования, с помощью которых происходит захват пищи и направление её к цистосому - клеточному рту.

Поршень - имеет вид полого цилиндрического выроста, с помощью которого пища перемещается к цистосому. Он способен быстро удлиниться и превышать длину тела клетки в 15 раз, расширяться, суживаться и сокращаться. Поршень делает отверстие в клетке-жертве и через него перекачивается вся цитоплазма.

Вуаль - псевдоподиальная мембрана, которая выходит из борозды вблизи жгутиковой поры и имеет вид ловчей сети, по размерам превышающей размеры самой клетки. Отдельные клетки или колонии прилипают к этой сети, обволакиваются и происходит всасывание содержимого добычи (рис. 147). Продолжительность такого внеклеточного питания - 20-30 минут.

Особенностью строения клеток является наличие пузыл, представляющих собой впячивания цитоплазматической мембраны в форме мешка или трубки, вдающегося в полость клетки. От такого мешка у морских видов отходит система каналов и пальцеобразные впячивания - везикулы. Пузыли служат для регуляции осмотического давления и

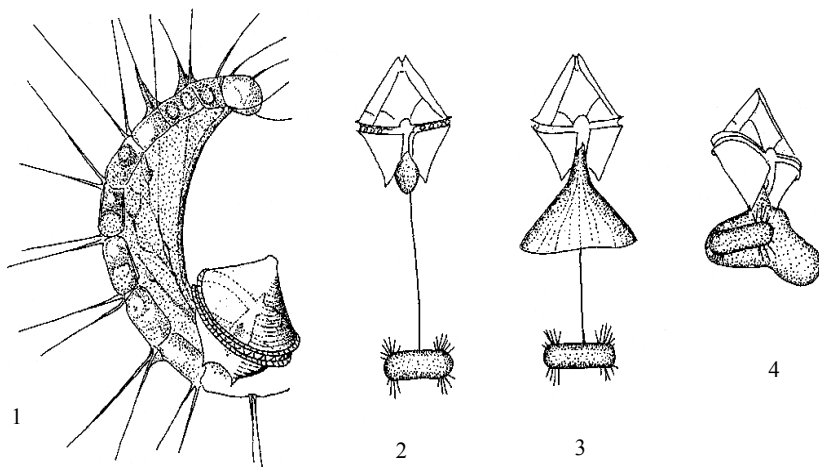


Рис. 147. Питание некоторых гетеротрофных Динообразных с использованием вуали: 1 - *Protopteridinium spinulosum* поглощает колонию центрических диатомей *Chaetoceros curvatus*; 2,3,4 - *Protopteridinium conicum* поглощает центрическую диатомею *Corethron hystrix* (2 - прикрепление филамента к диатоме; 3 - развитие псевдоподии из поры в борозде; 4 - сокращение псевдоподии, содержащей диатомею)

удаления продуктов распада вместо пульсирующих вакуолей. Их содержимое изливается наружу через жгутиковые каналы без определенной периодичности. Лишь у нескольких видов найдены сократительные вакуоли.

У некоторых видов развиты стрекательные структуры, основными из которых являются трихоцисты. Они расположены перпендикулярно поверхности клетки по её периферии и состоят из тела и шейки, окружены одной мембраной. В трихоцистах находятся белковые фибриллы, закрученные по спирали, которые при возбуждении выбрасываются через поры в текальных пластинках. Трихоцисты формируются в аппарате Гольджи и отличаются от эжектосом Криптовидных тем, что выбрасывают длинную поперечнополосатую нить квадратного или ромбовидного сечения.

Размножение делением, зооспорами и автоспорами. У единичных видов известен половой процесс - изогамия, гетерогамия и хологамия. Также образуются толстостенные долговечные цисты.

При вегетативном размножении клетка делится пополам в продольном или наклонном направлении. У беспанцирных клеток образуется перетяжка на оболочке и каждая вновь образовавшаяся клетка получает оболочку от материнской. У панцирных клеток оболочка раскалывается на две части и каждой клетке достаётся половинка панциря, вторая достраивается. У некоторых видов перед делением оболочка сбрасывается и после деления образуется заново. Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор и апланоспор. При слиянии гамет у большинства видов образуется планозигота, которая может существовать достаточно долго.

Для большинства видов характерен гаплонтный тип цикла развития, исключение составляет виды рода *Noctiluca*, имеющие диплонтный тип.

Динообразные - важная группа фитопланктона в морских и пресных водах, занимающие второе место после Диатомовых как продуценты органического вещества. Большинство из них (90%) обитают в морях. Плавающие клетки способны к вертикальной миграции, они скапливаются на определённой глубине и перемещаются со скоростью 1 м в час, что позволяет им реагировать на изменение освещённости и наличие источников питания. Многие способны к биолюминесценции - свечению, при котором энергия химических реакций переходит в световую. В основе биолюминесценции лежит реакция окисления люциферина. В клетках таких видов имеются сферические внутриклеточные структуры - сцинтиллоны, расположенные по периферии клетки. Они возникают в аппарате Гольджи и содержат люциферин. Предполагается, что биолюминесценция является приспособлением против поедания беспозвоночными животными.

Среди Динообразных имеется важная группа, получившая название "зооксантеллы". Это эндосимбионты различных беспозвоночных - простейших, радиолярий, медуз, коралловых полипов, моллюсков, турбеллярий и др. Некоторые ведут паразитический образ жизни, паразитируя на рыбах, беспозвоночных и водорослях.

Развиваясь в массе, представители отдела формируют "красные приливы", во время этого явления накапливается большая биомасса водорослей и их пигменты придают воде коричневый или красный цвет. Многие виды при массовом развитии токсичны, вызывают гибель рыб, птиц, млекопитающих.

Отдел насчитывает около 4000 видов водорослей, из них более 2000 видов современных, остальные - ископаемые. Система отдела окончательно не разработана, в одних системах выделяют пять классов

по типу организации таллома, в других, построенных на основании последовательности ряда генов, выделяется один класс или четыре класса. В данном пособии рассматриваются два класса:

Класс Диновидные - *Dinopsida* (*Dinophyceae*)

Класс Ноктилюковидные - *Noctilucopsida* (*Noctilucophyceae*)

КЛАСС ДИНОВИДНЫЕ - *DINOPSIDA*

Объединяет голые или имеющие панцирь одноклеточные, реже колониальные, подвижные в вегетативном состоянии организмы. У некоторых представителей имеется стигма. Автотрофы, гетеротрофы и миксотрофы, свободноживущие или образующие симбиоз с различными беспозвоночными. Размножение вегетативное, бесполое и половое, цикл развития гаплонтный. Класс включает несколько порядков, среди которых Гониаулаксоподобные (*Gonyaulacales*), Перидиниеподобные (*Peridinales*) и Гимнодиниеподобные (*Gymnodinales*).

Порядок Гониаулаксоподобные - *Gonyaulacales*

Клетки одиночные или собраны в колонии, панцирь несёт выросты в виде рогов, шипов. Продольная бороздка расширенная. Виды рода Гониаулакс (*Gonyaulax sp.*, рис. 148,1) имеют оболочку в виде более или менее грубого панциря с ясно различимыми пластинками, без больших роговидных выростов. При вегетативном размножении старый панцирь распределяется между дочерними клетками. Половой процесс изогамный, при неблагоприятных условиях образуются покоящиеся цисты. Обитает в морях, в пресных водах встречается один вид. Клетки видов рода Цератиум (*Ceratium sp.*, рис. 148,5,6) сильно вытянуты в продольном направлении. Эпивальва имеет один отросток, или рог, гиповальва два или три роговидных придатка. Щитки панциря соединяются плотно, не образуя широких швов. Большинство видов фотосинтезирующие, но есть и фаготрофные.

Размножение происходит путём деления клетки в косом направлении. Одна из новых особей получает большую часть эпивальвы и некоторую часть гиповальвы, другая - наоборот. Недостающие части достраиваются и покрываются панцирем. К концу вегетационного периода образуются цисты, перезимовывающие на дне. У *Ceratium cornutum* наблюдается гетерогамия. Большинство представителей обитают в морях.

Порядок Перидиниеподобные - *Peridinales*

Объединяет виды с монадной формой таллома, обитающие преимущественно в тёплых морях, а также в разнообразных пресных и солёных водоёмах. В 1 л морской воды иногда насчитывают до 200 000 экземпляров. Клетки некоторых морских видов соединяются в цепочки. Панцирь состоит из многоугольных щитков с выростами в виде рогов и шипов, продольная борозда более или менее экваториальная.

Часто встречающимися морскими и пресноводными обитателями являются виды рода Перидиниум (*Peridinium sp.*, рис. 148,3,4). Клетки имеют хорошо выраженное дорсовентральное строение, в очертании овальные или округлые, одеты мощным панцирем, состоящим из щитков, снабжённых сосочками, порами, шипиками. На поверхности панциря отчётливо выражены поперёчная и продольная бороздки. Продольная бороздка перпендикулярна к поперечной, проходит по брюшной стороне нижней половины панциря (гиповальве), лишь отчасти переходя на спинную. Обе бороздки смыкаются на брюшной стороне панциря, образуя замковой аппарат, из отверстия которого выходят жгутики.

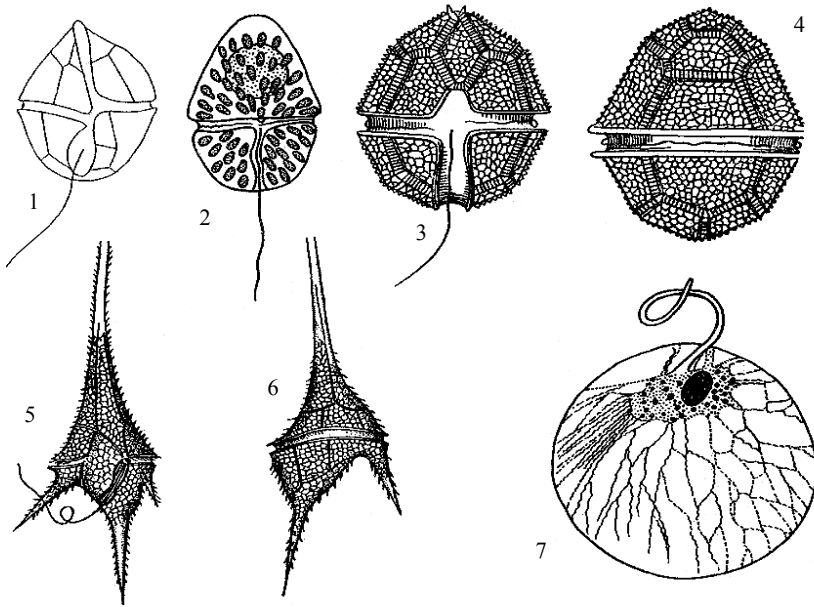


Рис. 148. Динообразные: 1 - *Gonyaulax* sp.; 2 - *Gymnodinium* sp.; 3,4 - *Peridinium* sp.; 5,6 - *Ceratium* sp.; 7 - *Noctiluca militaris*

Щитки соединены между собой швами, за счёт расширения которых растёт панцирь.

Размножение путём деления клетки, при этом протопласт под оболочкой делится на две части, в панцире возникает отверстие, через которое выступает пузырь, одетый тонкой оболочкой. В него переходят обе образовавшиеся клетки, вырабатывающие жгутики и освобождающиеся от пузыря. Каждая клетка одевается новым панцирем.

Порядок Гимнодиниеподобные - *Gymnodiniales*

Порядок включает монадные, преимущественно морские организмы, покрытые нежной оболочкой, состоящей из неопределённого числа ячеек, выросты отсутствуют.

Типичными морскими обитателями являются виды рода Гимнодиниум (*Gymnodinium* sp., рис. 148,2). Для них характерно отсутствие панциря, клетка одета перипластом с хорошо выраженными бороздками. Поперечная бороздка проходит в экваториальной плоскости клетки, в ней помещается плоский и извитой жгутик, не выходящий за её пределы. Спирально извиваясь, он сообщает клетке вращательное движение. В продольной бороздке лежит короткий жгутик, его конец свисает свободно. Он способен совершать колебательные движения и перемещает клетку в продольном направлении. Размножение вегетативное, для некоторых видов описан половой процесс.

КЛАСС НОКТИЛУКОВИДНЫЕ - *NOCTILUCOPSIDA*

Объединяет исключительно морские организмы с крайне

специализированным типом строения клетки, сложным циклом развития и гетеротрофным типом питания. Включает единственный порядок.

Порядок Ноктилюкоподобные - *Noctilucales*

В тёплых морях обитает Ночецветка вооружённая (*Noctiluca militaris*, рис. 148,7), клетки которой достигают 2 мм в диаметре. Бороздки отсутствуют, имеется один короткий жгутик, отходящий от основания хвостовидного отростка - щупальца, служащего для улавливания добычи. Имеется цитостом (клеточный рот). В цитоплазме находятся тельца сложного строения, обеспечивающие свечение клетки. Типичные пластиды отсутствуют, но у многих видов могут быть фотосинтезирующие эндосимбионты. При массовом развитии Ночецветки заметны ночью невооружённым глазом в виде ярко светящихся точек, а вода в море при этом сильно фосфоресцирует. Размножается делением или зооспорами, отпочковывающимися от клетки. Зооспоры имеют хорошо выраженную поперечную бороздку и жгутики. Цикл развития диплонтный с гаметической редукцией.

В некоторых системах *Dinophyta* сближаются с *Cryptophyta* и относятся в ранге классов к отделу *Pyrrophyta*. В ряде учебных руководств Динообразные относят в качестве класса в отдел *Chromophyta* на том основании, что они имеют хлорофилл *c*, отсутствует хлорофилл *b*, жгутики неравные по длине, в хроматофорах трёхтилакоидные ламеллы. Однако Динообразные имеют свои отличительные особенности - отсутствие трёхчастных мастигонем, наличие динокариона, отсутствие опоясывающей ламеллы, наличие трёхслойной, а не четырёхслойной оболочки хроматофора, что позволяет придавать им статус самостоятельного отдела.

Ископаемые остатки *Dinophyta* известны из юрского и мелового периодов мезозойской эры. Определение филогенетических связей внутри отдела затруднено, анализ с использованием последовательности ряда генов даёт противоречивые сведения о связях основных порядков и о положении Ноктилюкоподобных, много вопросов вызывает определение базовой группы. В частности, был ли предок гетеротрофным или гетеротрофия - вторичное явление. Преобладает мнение, что большинство порядков являются полифилетическими.

ПОДЦАРСТВО ЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕНИЯ - *CHLOROPLANTAE*

Эукариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основные - хлорофиллы *a* и *b*, дополнительные - α - и β -каротин и некоторые другие. Жгутики обычно изоморфные, изоконтные и терминальные. Хроматофоры грановые. Продукты запаса - крахмал, реже парамилон. Все типы полового процесса.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНООБРАЗНЫЕ - *EUGLENOPHYTA* (ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ)

Представлен растениями, имеющими в большинстве своём монадную организацию таллома, реже коккоидную.

Хроматофоры зелёного цвета, содержат хлорофиллы *a* и *b*, дополнительными пигментами являются α -, β - и ϵ -каротины, несколько ксантофиллов. Они имеют различную форму - звёздчатую, пластинчатую, лентовидную, дисковидную и др., у некоторых есть пиреноид. Ламеллы состоят из трёх-многих тилакоидов, тесно прижатых друг к другу, но настоящих гран, как у высших растений, не образуется. На периферии хроматофора располагается один опоясывающий тилакоид.

Хроматофор покрыт тремя мембранами. Предполагается, что он является результатом вторичного эндосимбиоза бесцветного эукариотического эвгленового предка и зелёной эукариотической водоросли. В этом случае две его внутренние мембраны интерпретируются как мембраны поглощённой водоросли, а третья - как мембрана пищеварительной вакуоли клетки-хозяина.

Продуктом запаса является углевод парамилон, представляющий собой производное глюкозы и образующийся в виде зёрен и палочек в цитоплазме клетки. Считается, что помимо энергетической функции, парамилон имеет определённое отношение к перемещению клеток, так как у клеток, заполненных парамилоном, затрудняется метаболизм и замедляется движение. Некоторые виды Эвгленообразных запасают лейкозин и липиды.

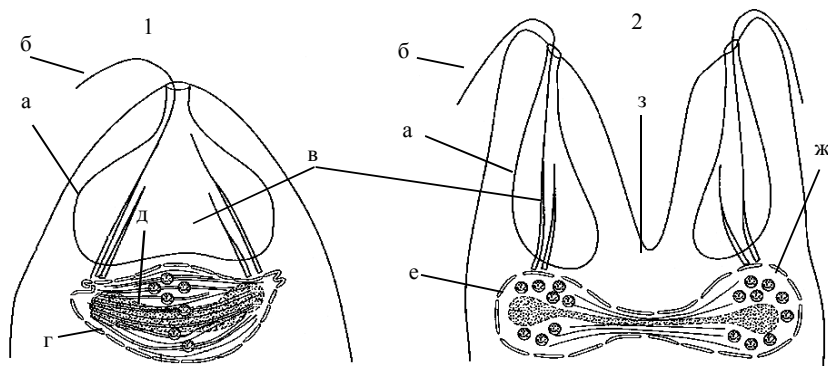


Рис. 149. Митоз у *Euglena* sp.: 1 - метафаза; 2 - телофаза. а - глотка; б - длинный жгутик; в - короткий жгутик; г - межполюсные микротрубочки веретена; д - кинетохор; е - хромосома; ж - ядерная оболочка; з - борозда деления

Митохондрии в клетках некоторых видов могут сливаться, образуя сеть. Для них характерно наличие дисковидных крист. У анаэробных видов митохондрии отсутствуют. Хромосомы всё время находятся в конденсированном состоянии, однако в отличие от *Dinophyta*, в них имеются гистоны. Митоз закрытый, веретено деления внутреннее, центриоли отсутствуют. Перед митозом ядро мигрирует вверх клетки к резервуару. Веретено развивается под прямым углом к оси клетки. Ядрышко не исчезает. Во время телофазы ядро приобретает форму гантели, становясь сильно удлинённым в анафазе (рис. 149). Оболочки дочерних ядер образуются путём перешнуровки оболочки материнского ядра.

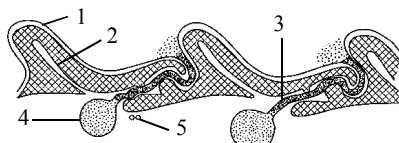


Рис. 150. Схема строения пелликулы: 1 - плазмалемма; 2 - пелликулярная полоса; 3 - канал; 4 - слизистое тело; 5 - микротрубочки

У большинства видов клетка покрыта пелликулой, состоящей из цитоплазматической мембраны, белковых полос и микротрубочек (рис. 150). Многочисленные полосы начинаются от переднего конца клетки и обвивают её по спирали. Между полосами располагаются продольные бороздки, а в середине каждой полосы имеется утолщение, или гребень, за счёт которого поверхность клетки становится ребристой. В местах соединения одна полоса по краю формирует выпуклость, а другая - вогнутость. В этом месте расположены четыре микротрубочки, по две с каждой стороны полосы, образуя как бы рельс, в который вставляется край соседней полосы, обеспечивая скользящее движение одной полосы относительно другой. Такое строение даёт возможность совершать своеобразные ползающие движения. Клетки способны увеличиваться на одном конце и утончаться на другом, переливая содержимое. Эта явление называется метаболией. У безжгутиковых форм или форм с укороченным жгутиком этот способ передвижения является единственным. Виды с более плотным перипластом к метаболии не способны. У некоторых видов поверх перипласта образуется плотный "домик", который вначале тонкий и бесцветный, а с возрастом пропитывается солями железа и марганца. Ниже пелликулы формируются выделительные органеллы - слизистые тельца и мукоцисты. Слизистые тельца имеют вид мешков, заполненных аморфными или фибриллярными

мукополисахаридами. Они находятся под местами соединения пелликулярных полос и выделяют слизь наружу через свои узкие каналы. Выделяемая слизь участвует в эвгленоидном движении, а также в образовании домиков, ножек у прикреплённых видов, и цист.

На переднем конце клетки находится бутылковидное углубление - глотка, являющаяся частью выделительной системы (рис. 151). Сократительные вакуоли, в которых скапливается жидкость с растворёнными продуктами обмена веществ, изливают своё содержимое в глотку, из которой оно выводится наружу.

От основания глотки отходят два жгутика, один из которых редуцирован и не выходит за пределы глотки и

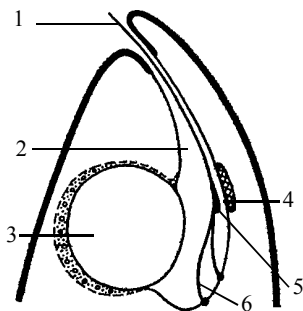


Рис. 151. Схема строения переднего конца клетки: 1 - длинный жгутик; 2 - глотка; 3 - пульсирующая вакуоль; 4 - стигма; 5 - фоторецептор; 6 - короткий жгутик

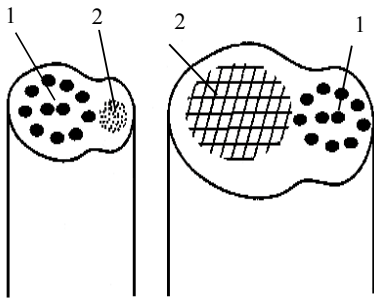


Рис. 152. Схема поперечного разреза короткого и длинного жгутиков: 1 - аксонема; 2 - параксиальный тяж

соединяется с длинным жгутиком (у некоторых видов жгутиков другое количество - 1, 3, 4 и 7). Чаще всего имеется два неравных по длине жгутика, один направлен вперёд (передний), другой - назад (задний). У некоторых видов короткий жгутик не выходит за пределы глотки. На поперечном разрезе жгутика виден параксиальный тяж, состоящий из белка (рис. 152), из-за него жгутики Эвгленообразных толще, чем жгутики других эукариотических водорослей. Параксиальный тяж хорошо развит у длинного жгутика

и слабо выражен или отсутствует на коротком. Жгутики покрыты рядом тонких волосков, которые отличаются по строению от мастигонем. Они расположены группами по 3-4 в один ряд, который тянется по спирали по всей длине жгутика (рис. 153). Помимо этого на жгутиках могут быть короткие волоски в виде войлока. Предполагается, что функция волосков - увеличение гидродинамической устойчивости жгутиков.

Особую структуру имеет корешковая система, состоящая из трёх асимметрично расположенных корешков. Два из них - передний и промежуточный - связаны с базальным телом переднего жгутика, третий, задний - заднего. Корешки направлены к верхнему концу клетки вдоль глотки (рис. 154). Микротрубочки заднего и переднего корешков связаны с лентами микротрубочек, поддерживающих глотку и пелликулу. Обычно имеется исчерченное соединение между двумя базальными телами, координирующее движение жгутиков. У ряда видов присутствуют фибриллярные корешки - простые и поперечно исчерченные (ризопласты).

Светочувствительная система состоит из двух структур. В основании длинного жгутика находится парабазальное тело (фоторецептор), содержащее синие светочувствительные флавины. Второй компонент системы - стигма, не входящая в состав хроматофора, а расположенная в цитоплазме. Стигма прилегает к спинной стороне глотки напротив парабазального тела, состоит из мелких оранжево-красных липоидных телец, содержащих каротиноид астаксантин, плотно прилегающих друг к другу, окружённых мембраной, и образующих пластинку. Вместе с фоторецептором стигма выполняет роль фоточувствительного органа, помогает регулировать положение клетки таким образом, чтобы луч света падал на хроматофор под определённым углом. При положительном фототаксисе

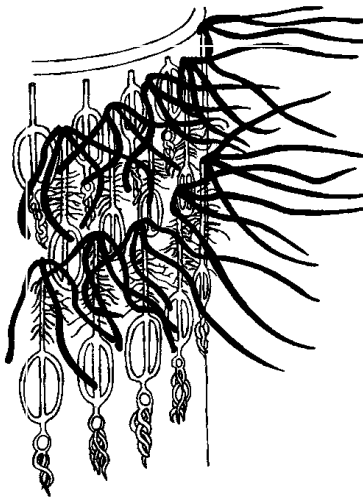
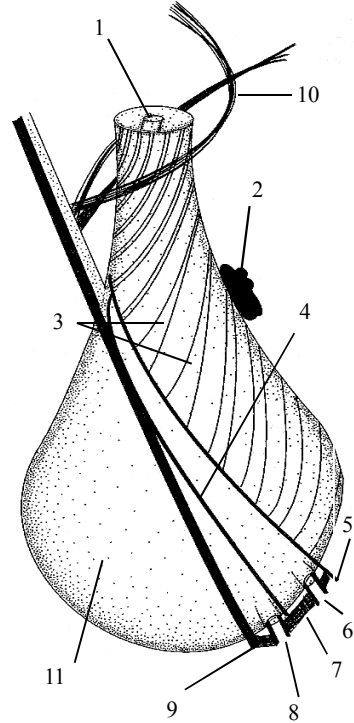


Рис. 153. Сложный войлок из коротких волосков на жгутике

Рис. 154. Схема строения корешковой системы: 1 - длинный жгутик; 2 - стигма; 3 - микротрубочки, отходящие от заднего корешка; 4 - промежуточный корешок; 5 - задний корешок; 6 - базальное тело заднего жгутика; 7 - исчерченное соединение; 8 - базальное тело переднего жгутика; 9 - передний корешок; 10 - микротрубочки; 11 - глотка



клетка сориентирована таким образом, что парабазальное тело затеняется минимально (рис. 155).

Основной способ размножения - продольное деление (рис. 156), при этом клетка увеличивается в размерах, сбрасывает жгутики, округляется и одевается слизью. Вновь образовавшиеся клетки вырабатывают жгутики и выходят из слизи. Половой процесс отсутствует. При неблагоприятных условиях некоторые виды образуют цисты.

Многие Эвгленообразные питаются гетеротрофно, отдельные виды имеют животный тип питания - захватывают бактерии, микроскопические водоросли, детрит. Большое количество видов имеют смешанный (миксотрофный) тип питания: на свету автотрофно, в темноте теряют зелёную окраску и переходят к гетеротрофному питанию.

Средой обитания Эвгленообразных являются мелкие водоёмы, богатые органическими веществами. Иногда они образуют на поверхности такого водоёма плёнку, состоящую из неподвижных форм. Многие паразитируют, поселяясь в кишечнике водных беспозвоночных, а также лягушек и на жабрах рыб. Способность большинства видов к сапротрофному питанию позволяет им активно участвовать в самоочищении водоёмов, загрязнённых органическими веществами.

Отдел монотипный, представлен одним классом Эвгленовидные - *Euglenopsida* (*Euglenophyceae*), насчитывающим около 50 родов и 800-1000 видов, объединённых в три порядка (в некоторых системах выделяются шесть порядков): Гетеронемоподобные (*Heteronematales*), Эвтрепциеподобные (*Eutreptiales*) и Эвгленообразные (*Euglenales*)

Порядок Гетеронемоподобные - *Heteronematales*

Включает бесхлорофилльные виды, имеющие голозойный (анимальный) тип питания. Это активные хищники, заглатывающие мелкие частицы органических веществ и мелкие клетки других водорослей.

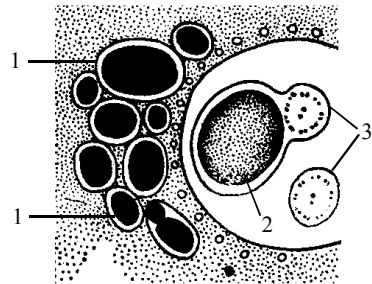


Рис. 155. Строение стигмы: 1 - пигментные глобулы; 2 - фоторецептор; 3 - жгутики

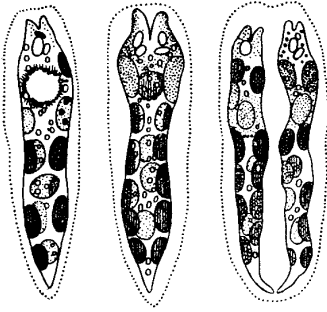


Рис. 156. Деление Эвглены

Один жгутик направлен вперёд, у него подвижен только кончик, другой расположен в специальной борозде и тянется вдоль клетки. Глазок и парабазальное тело отсутствуют. Клетки метаболические, штрихи на пелликуле расположены по спирали. Виды рода Перанема (*Peranema sp.*, рис. 157,1) питаются другими водорослями, клетками дрожжей. Она имеет фарингиальный аппарат с палочковидной органеллой, состоящей из многих микротрубочек. Частицы пищи перевариваются или целиком, или сначала разбиваются и перетираются с

помощью фарингиального аппарата, после чего содержимое всасывается в клетку и попадает в пищеварительную вакуоль.

Многие виды могут питаться и сапрофитно, как, например, Петаломонас Штейна (*Petalomonas steinii*, рис. 157,2).

Порядок Эвтрепциеподобные - *Eutreptiales*

Содержит фототрофных представителей с двумя равными или почти равными жгутиками. В пресных и морских водах встречаются виды рода Эвтрепция (*Eutreptia sp.*, рис. 158), где могут вызывать цветение воды. Клетки метаболические, со стигмой. Многочисленные пластинчатые хроматофоры собраны в звёздчатые группы по 25-30 штук. В этих группах они расходятся радиально от центрального пиреноида. Парамилоновые зёрна мелкие, штрихи на пелликуле расположены по спирали. Известно пальмеллевидное состояние и покоящиеся споры. Деление происходит как в подвижном, так и в пальмеллевидном состоянии.



Рис. 158. *Eutreptia sp.*

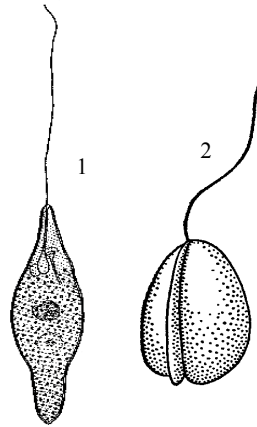


Рис. 157. 1 - *Peranema sp.*, 2 - *Petalomonas steinii*

Порядок Эвглениоподобные - *Euglenales*

Центральный таксон, представленный подвижными фотосинтезирующими организмами и вторично гетеротрофными с осмотротрофным питанием. Наиболее широко распространены виды рода Эвглена (*Euglena sp.*, рис. 159), обитающие в пресных водах, иногда на сырой почве. Хроматофор может иметь самое разнообразное строение - звёздчатый, лентовидный, крупнопластинчатый, но наиболее распространены мелкие дисковидные хроматофоры, занимающие постенное положение, как у высших растений.

Самым распространённым видом является Эвглена зелёная (*Euglena viridis*, рис. 160,1), способная к движению при помощи жгутика и к метаболитам. Легко ослизняется и переходит в пальмеллевидное состояние, или инцистируется.

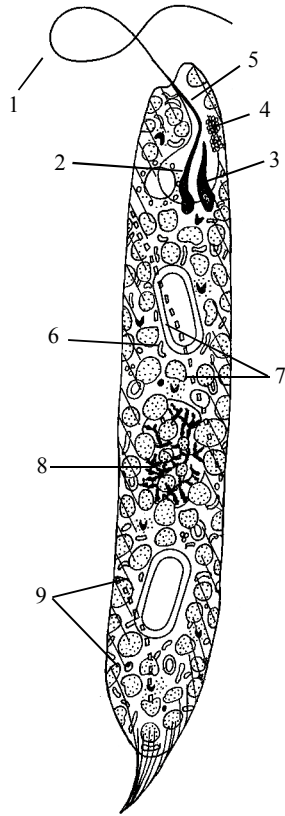


Рис. 159. *Euglena* sp.: 1 - длинный жгутик; 2 - парабазальное вздутие; 3 - короткий жгутик; 4 - стигма; 5 - глотка; 6 - парамилон; 7 - утолщения пелликулы; 8 - ядро; 9 - хроматофоры

Виды рода Трахеломонас (*Trachelomonas* sp., рис. 160,2) обитают в мелких гумифицированных водоёмах, богатых соединениями железа. Клетка заключена в твёрдый "домик", форма которого является систематическим признаком видов. Он вначале не окрашен, затем приобретает жёлтую, коричневую и почти чёрную окраску. Из отверстия "домика" выставляется жгутик, из него же при размножении выползают образовавшиеся клетки и вырабатывают новые "домики".

Для пресных водоёмов также типичны виды рода Факус (*Phacus*, рис. 160,3-7), клетки которого обычно уплощены, асимметричны, скручены и снабжены килевидным выростом на спинной стороне и длинным рулевым отростком. Клетки не способны к метаболии. Встречаются обычно в зарослях высших водных растений.

Эвгленообразные занимают в системе низших растений обособленное место. Особенности строения, физиологии и биохимии резко отличают их от других жгутиковых форм. Доминирует точка зрения о первичности в эволюции таксона гетеротрофных форм (рис. 161). Полагают, что фотосинтезирующие формы произошли от двужгутиковых фаготрофных гетеротрофов, каждый жгутик которых имел параксиальный тяж, базальные тела были соединены исчерченным тяжем и от них отходили

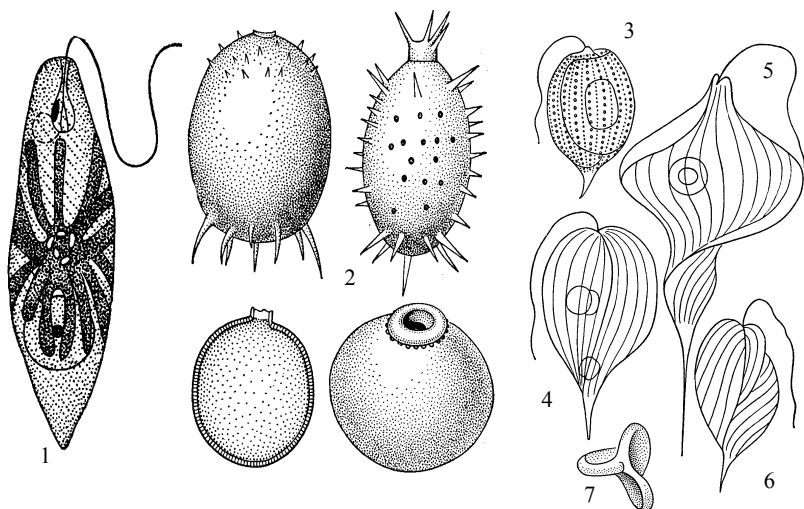


Рис. 160. Эвгленоподобные: 1 - *Euglena viridis*; 2 - «домики» видов рода *Trachelomonas sp.*; 3 - *Phacus monilatus*; 4 - *Ph. orbiculatus*; 5 - *Ph. longicauda*; 6-7 - *Ph. arnoldii*

три асимметричных корешка. От фототрофных видов с двумя видимыми жгутиками за счёт потери пластид и редукции жгутикового аппарата произошли осмотротные виды с одним видимым жгутиком.

От других водорослей Эвгленоподобные резко отличаются строением жгутикового аппарата, организацией хроматофора и пигментных систем, дисковидными кристами митохондрий, клеточными покровами, продуктами ассимиляции и другими признаками.

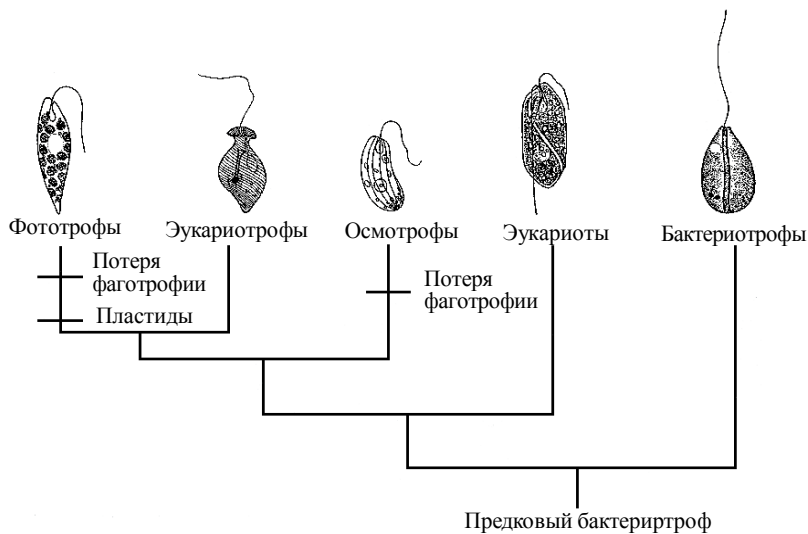


Рис. 161. Предполагаемые филогенетические связи Эвгленообразных

ОТДЕЛ ХЛОРАРАХНИЕОБРАЗНЫЕ - *CHLORARACHNIOPHYTA*

Отдел представлен монадными и амeboидными организмами, способными формировать псевдоподии и мероплазмодий. Жгутиковые стадии имеют один гладкий жгутик, заворачивающийся при плавании вокруг клетки по спирали.

Фотосинтезирующие пигменты - хлорофиллы *a* и *b*, природа дополнительных пигментов не установлена. Хроматофоры окружены четырьмя мембранами: две мембраны - оболочки хроматофора поглощённого эндосимбиотического эукариота, третья - плазмалемма эндосимбионта, четвёртая - производная мембраны пищеварительной вакуоли клетки-хозяина. Наружная мембрана хроматофора не соединена с наружной мембраной ядра, на ней отсутствуют рибосомы. В перипластидном пространстве расположена нуклеоморфа - редуцированное ядро эндосимбионта, а также эукариотные рибосомы. Нуклеоморфа имеет свой геном с тремя линейными хромосомами, которые кодируют до 300 белков, из которых лишь небольшая часть используется на построение хроматофорных белков, остальные - для самой нуклеоморфы. Это автономная структура, делящаяся перед делением хроматофора путём впячивания мембран её оболочки. Веретено деления не обнаружено, поэтому остаётся неясным, как три хромосомы эквивалентно расходятся в две дочерние нуклеоморфы.

Такая нуклеоморфа имеется у Кристообразных. Но не смотря на сходство в структуре и организации генома между двумя нуклеоморфами, их происхождение различно. Нуклеоморфа Кристообразных происходит от эндосимбионта из Красных водорослей, а у Хлорарахниеобразных - из Зелёных.

В хроматофорах имеются грушевидные пиреноиды, в которые не заходят тилакоиды. Запасные продукты - глюкозаны, возможно, парамилон, которые откладываются вне хроматофора. Митохондрии с трубчатыми кристами.

Клетка не имеет оболочки, покрыта цитоплазматической мембраной, поэтому способна формировать филоподии. У некоторых видов формируется сетчатый плазмодий путём слияния филоподий между соседними клетками - мероплазмодий, как у Хлорарахниона ползучего (*Chlorarachnion reptans*, рис. 162). Он соединяет тела от нескольких до сотен клеток.

Основной способ размножения - деление клетки пополам, встречается бесполое размножение при помощи спор

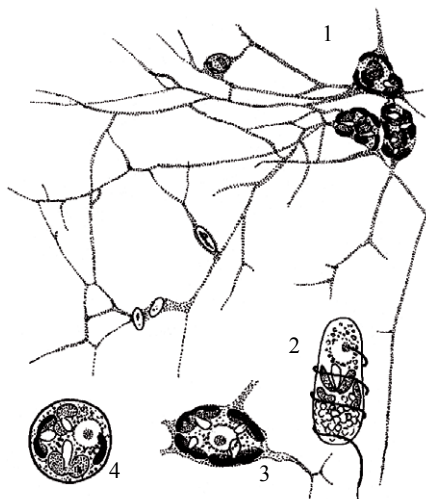


Рис. 162. *Chlorarachnion reptans*: 1 - часть плазмодия с тремя клетками, некоторые филоподии проникают в одноклеточные организмы; 2 - зооспора; 3 - голая амeboидная клетка; 4 - коккоидная клетка с клеточной стенкой

и половое (известны изогамный и гетерогамный половые процессы). В цикле развития чередуются амебоидные, коккоидные и монадные стадии, причём коккоидные стадии рассматриваются как цисты.

Хлорарахнообразные обитают в тёплых морских водах. Наряду с фотосинтезом обладают способностью к гетеротрофному питанию, способны поглощать бактерии и эукариотические водоросли.

Отдел небольшой, насчитывает один класс. К нему относятся 5 родов с 6 видами, а также несколько видов, ещё не получивших название.

Все данные, включая пигментный состав и молекулярную филогению свидетельствуют о том, что эндосимбионтом, который превратился в хлоропласт, была водоросль из отдела *Chlorophyta*. Однако неясно, какие конкретно Зелёные водоросли были предками для хроматофора. Различные молекулярно-филогенетические анализы выдвигают на эту роль представителей Ульвовидных и Требуксиевидных. Эта группа монофилетическая с неясными связями внутри группы.

ОТДЕЛ ХЛОРООБРАЗНЫЕ - *CHLOROPHYTA* s.l. (Зелёные водоросли в широком смысле)

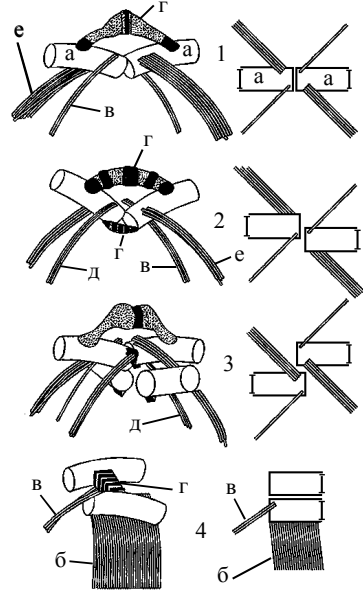
Самый обширный отдел низших растений, насчитывающий по разным данным от 13000 до 20000 видов. Таллом всех типов, кроме амебоидного. Характерным признаком является зелёная окраска таллома, обусловленная преобладанием хлорофиллов *a* и *b*. Дополнительными пигментами являются α - и β -каротины и около десяти различных ксантофиллов. Клетки некоторых представителей окрашены в красный или оранжевый цвета, что связано с накоплением вне хроматофора каротиноидных пигментов и их производных (гематохрома). У некоторых водорослей с сифональным таллом имеются бесцветные амилопласты, в которых откладывается крахмал. Подавляющее большинство является автотрофными организмами, но есть и бесцветные представители - облигатные гетеротрофы. Некоторые виды являются миксотрофами, способными наряду с фотосинтезом использовать растворённые в воде органические соединения, такие как сахара, аминокислоты и другие небольшие молекулы, а также фаготрофами, поглощающие пищевые частички.

Хроматофоры покрыты двойной мембраной, имеют грановую организацию - ламеллы состоят из двух-шести-многих слившихся тилакоидов, опоясывающего тилакоида нет. По форме и размерам они варьируют, чаще всего чашевидные у монадных форм. У нитчатых представителей могут быть кольцевидными, сетчатыми, дисковидными, в виде спирально закрученных лент и др. Хроматофоры содержат один или несколько пиреноидов. В качестве продукта запаса накапливается крахмал, откладывающийся в хроматофоре вокруг пиреноида и в строме. Некоторые виды способны накапливать липиды.

Стигма располагается внутри хроматофора и не связана со жгутиковым аппаратом. Она состоит из одного или нескольких слоёв липидных глобул и лежит в строме хроматофора около его внутренней мембраны. Стигма окрашена в оранжевый цвет из-за наличия каротиноидов. Зелёные водоросли обладают положительным и отрицательным фототаксисом, помимо интенсивности освещения на фототаксис может влиять температура.

Митохондрии с пластинчатыми кристами. Митоз у большинства видов открытый, встречается полужакрытый митоз, а также метацентрический. Цитокинез проходит путём образования борозды деления. Водоросли, у которых хорошо развита клеточная стенка, формируют фикопласт.

Рис. 163. Основные типы организации жгутикового аппарата (левая колонка - вид сбоку, правая - с переднего конца клетки): 1 - базальные тела расположены напротив друг друга; 2 - сдвинуты по часовой стрелке и не перекрываются; 3 - сдвинуты против часовой стрелки и перекрываются; 4 - асимметричное расположение жгутиковых корешков. а - базальное тело, б - многослойная структура; в - узкий корешок; г - фибриллярные связи между базальными телами; д - фибриллярный материал, связанный с узкими микротрубочковыми корешками; е - широкий корешок



Фикопластные трубочки взаимодействуют с развивающимся впячиванием, которое растёт от периферии к центру. У некоторых водорослей фикопласт принимает участие в образовании везикул, содержащих материал клеточной стенки, и клеточная пластинка развивается от центра к периферии.

Жгутики изоморфные, изоконтные, терминальные. Их обычно два, реже иное число -1, 4,8,16 или жгутиков много (стефанококонтные жгутики). Характерной особенностью переходной зоны жгутиков является наличие в ней звёздчатого тела.

Обычно они гладкие, у некоторых видов покрыты мелкими волосками или чешуйками.

По расположению микротрубочковых корешков жгутиковый аппарат подразделяется на два типа, соответствующих двум главным филогенетическим группам. Для первой группы характерно крестообразное расположение микротрубочковых корешков, причём двухмикротрубочковые корешки расположены перпендикулярно к корешкам, у которых число микротрубочек может варьировать. У водорослей этой группы существует три варианта базальных тел жгутиков: базальные тела расположены друг напротив друга (рис. 163,1); базальные тела сдвинуты по часовой стрелке (рис. 163,2) и не перекрываются; базальные тела сдвинуты против часовой стрелки и перекрываются (рис. 163,3). Для второй группы, куда относятся *Charophyta*, характерны асимметричное расположение жгутиковых корешков и наличие многослойной структуры, представляющей собой сложно организованную группу микротрубочек, расположенных около базальных тел (рис. 163,4). Помимо микротрубочковых корешков у Зелёных водорослей может присутствовать ризопласт, который тянется от базального тела к ядру. Он способен сокращаться. Механизм сокращения близок к таковому у мышц.

Клеточная стенка целлюлозная (встречаются водоросли, у которых клетки голые и лишены клеточной стенки). Целлюлоза синтезируется с помощью фермента целлюлозосинтетазы, которая встроена в плазмалемму клетки. От 6 до 10 молекул фермента группируются в субъединицы, которые затем объединяются в терминальные комплексы. Известно два типа терминальных комплексов - розеточные (у *Charophyta*, а также у высших растений) и линейные (у *Chlorophyta*). У некоторых коккоидных водорослей имеется дополнительный слой в оболочке, состоящий из спорополенинового вещества.

Размножение бесполое, половое и вегетативное. Вегетативное размножение у одноклеточных, лишённых оболочки, происходит делением клетки пополам. У колониальных и многоклеточных - фрагментами таллома, у тканевых - специальными ризоидальными и стеблевыми клубеньками. Бесполое размножение осуществляется зооспорами (подвижными клетками) или апланоспорами (неподвижными клетками с сократительными вакуолями), а также автоспорами - неподвижными клетками без сократительных вакуолей.

Все типы полового процесса (хологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия, конъюгация) и все типы циклов развития (гаплонтный, диплонтный, антитетический с изоморфной сменой генераций, антитетический с гетероморфной сменой генераций, дибионтический).

Представители отдела распространены, в основном, в пресных водах, есть также и морские виды. Они встречаются в водоёмах различной трофности и с различным содержанием органических веществ, при различных температурах. Среди них есть планктонные, нейстонные и бентосные формы, многие живут на суше, их можно встретить на коре деревьев, скалах, камнях, постройках, на поверхности почвы. Массовое развитие микроскопических Зелёных водорослей вызывает цветение воды, почвы, снега, коры деревьев и т.д. Своеобразную экологическую группу образуют эндолифитные водоросли, которые сверлят раковины моллюсков и известняковый субстрат в пресных водоёмах. Зелёные водоросли рода *Trebouxia* входят в состав лишайников. В качестве эндосимбионтов многие Зелёные водоросли существуют в клетках простейших, гидр, губок, некоторых плоских червях, ряд видов развешивается в шерсти млекопитающих. Существуют и паразитические представители, большинство из которых в качестве хозяина имеют высшие растения: *Phyllosiphon* вызывает пожелтение листьев растения-хозяина; *Cephaleuros* - облигатный эндофит листьев сотен видов растений, включая чай, кофе и другие; виды рода *Prototheca* могут вызывать заражение человека, крупного рогатого скота и других животных, у людей они являются причиной кожных заболеваний и изредка - бурситов и перитонитов.

Многие виды имеют хозяйственное значение. Их используют как индикаторные организмы в мониторинге водных экосистем, а также для очистки и доочистки загрязнённых вод. Некоторые виды используются в ряде стран в пищу, для этих целей в Японии культивируют Ульву (*Ulva*) и Энтероморфу (*Enteromorpha*), отдельные виды используют в качестве продуцентов биологически активных веществ. Виды родов Хламидомонада (*Chlamidomonas*) и Хлорелла (*Chlorella*) - модельные объекты для изучения фотосинтеза в растительных клетках. Часть видов используются в генной инженерии как объекты для трансформации (*Acetabularia*, *Chara*, *Dunaliella*, *Chlamidomonas*).

Зелёные водоросли имеют свои отличительные особенности: двумембранные хроматофоры с грановой организацией ламелл, хлорофиллы *a* и *b*, специфические каротиноиды, откладываемый в хроматофоре крахмал. Это свидетельствует о монофилетическом характере происхождения таксона, что подтверждается анализом последовательности генов в ДНК. Этот анализ показывает разделение всех Зелёных растений на две группы - отдел *Chlorophyta* s. str. и группу *Streptophyta*, включающую харовые водоросли и высшие растения. Систематика таксона окончательно не разработана. Долгое время существовало деление отдела на три класса: *Chlorophyceae* (Собственно зелёные), *Conjugatophyceae* (Конъюгаты) и *Charophyceae* (Харовые). В последние годы количество классов только в отделе *Chlorophyta* s.str. (в

узком смысле) возрастает в некоторых классификациях до 11, но чаще выделяют пять классов: Вольвоксовидные (*Volvocophyceae*), Протококковидные (*Protococcophyceae*), Улотриковидные (*Ulothricophyceae*), Сифоновидные (*Siphonophyceae*) и Конъюгативидные (*Conjugatophyceae*), а Харовидным (*Charophyceae*) придаётся ранг отдела. Такая классификация основана на морфологических признаках, в основном на строении таллома. В филогенетических системах низшие зелёные растения (*Chlorophyta* s.l. - в широком смысле) подразделяются на два отдела: Хлорообразные (Собственно зелёные - *Chlorophyta* s.str.) и Харообразные (*Charophyta*).

ОТДЕЛ ХЛОРООБРАЗНЫЕ (СОБСТВЕННО ЗЕЛЁНЫЕ) - *CHLOROPHYTA* s. str.

Отдел включает морские, пресноводные и наземные водоросли, систематическими признаками которых являются: симметричное расположение микротрубочковых корней; открытый, полузакрытый, метацентрический митоз; цитокинез, идущий за счёт формирования борозды деления и клеточной пластинки с фикопластом. Подразделяется на четыре класса:

Класс Празиновидные - *Prasinopsida* (*Prasinophyceae*)

Класс Ульвовидные - *Ulvopsida* (*Ulvophyceae*)

Класс Требуксиевидные - *Trebouxiopsida* (*Trebouxiophyceae*)

Класс Хлоровидные - *Chloropsida* (*Chlorophyceae*)

КЛАСС ПРАЗИНОВИДНЫЕ - *PRASINOPSIDA*

Большинство представителей класса - монадные одноклеточные организмы с апикально или латерально расположенными жгутиками, реже встречаются коккоидные и пальмеллоидные талломы. Базальные тела, как правило, параллельные и соединены фибриллами. Корешковая система жгутиков крестообразная или асимметричная с многослойной структурой. У большинства представителей имеется исчерченный ризопласт. Жгутики могут быть покрыты органическими чешуйками и нетрубчатыми волосками. Количество жгутиков 2, 4, 16. Сократительные вакуоли имеются только у пресноводных форм. Клетки у большинства представителей покрыты органическими чешуйками, которые могут сливаться, образуя теку, у некоторых видов многослойную: внутренний слой состоит из небольших квадратных, средний - из корзинообразных, третий - из крупных коронообразных чешуек. Все чешуйки образуются в аппарате Гольджи. Иногда формируется цельная тека за счёт слияния отдельных чешуек. Под плазмалеммой на переднем конце тела расположены трихоцисты, представляющие мелкие везикулы, внутри которых свёрнута лента, разворачивающаяся при освобождении из трихоцисты. Митоз закрытый, полузакрытый и открытый. Цитокинез происходит за счёт впячивания плазмалеммы. Известен и половой процесс - изогамия, изученный в культуре.

Празиновидные - небольшая группа, насчитывающая около 200 видов. Они встречаются в морских водах в виде планктона, известны эндосимбионты различных организмов, например, плоских червей и радиолярий. Класс насчитывает 4 порядка, из коротких рассматриваются два:

порядок Пираминомоподобные (*Pyramimonales*)

порядок Хлородендроподобные (*Chlorodendrales*).

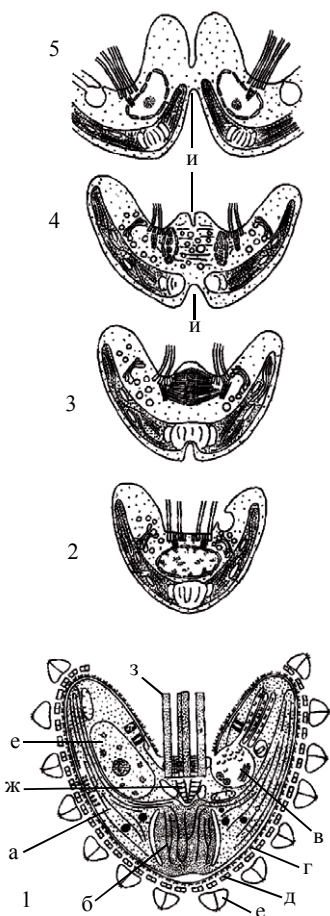


Рис. 164. *Pyramimonas* sp.: 1 - схема строения клетки; 2-5 - митоз. а - хроматофор; б - пиреноид; в - резервуар чешуек; г - чешуйки нижнего слоя; д - чешуйки промежуточного слоя; е - чешуйки наружного слоя; ж - ризопласт; з - жгутики; и - борозда деления (впячивание плазмалеммы)

Порядок Пираймоноподобные - *Pyramimonales*

Клетки с четырьмя и более жгутиками, покрыты тремя слоями чешуек. Митоз открытый, цитокинез идёт за счёт образования борозды деления. Род Пираймонас (*Pyramimonas* sp., рис. 164) представлен одноклеточными флагаеллятами. От переднего конца клетки отходят 4-16 жгутиков, которые могут быть в пять раз длиннее клетки. Клетки и жгутики покрыты несколькими слоями чешуек. Представители рода широко распространены в пресных, солоноватых и морских водах, встречаются в планктоне и бентосе, могут вызывать цветение воды. Виды рода Птеросперма (*Pterosperma* sp., рис. 165) формируют покоящиеся стадии, называемые фикомами. Стенка фикома состоит из двух слоёв, наружный слой толстый и устойчив к бактериальному разрушению. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, образующимися внутри фикома, они имеют 4 жгутика, клетка и жгутики покрыты чешуйками. Зооспоры растут и через несколько дней превращаются в фикома.

Порядок Хлородендроподобные - *Chlorodendrales*

Клетки сжатые, с четырьмя жгутиками, покрыты текой. Митоз закрытый, метацентрический. Цитокинез идёт за счёт образования борозды деления.

Одним из интересных представителей является Тетрасельмис (*Tetraselmis* sp., рис. 166), который может встречаться в морях в виде подвижных четырёхжгутиковых клеток или в виде неподвижных клеток, прикреплённых к субстрату слизистыми ножками. Поверхность клетки покрыта текой. При делении клеток новая тека формируется вокруг каждой дочерней клетки внутри материнской. На переднем конце клетки через отверстие в теке выходят жгутики. Эта водоросль может обитать в качестве эндосимбионта в морских плоских червях из рода *Convoluta*. Эти черви живут в песке и окрашены в зелёный цвет, который обусловлен наличием в них клеток *Tetraselmis*. Водоросль располагается в межклеточном пространстве червя. Внутри червя она теряет жгутики, теку, стигму. Если яйца червя не содержат эндосимбионта, то они хуже развиваются и вскоре погибают. Молодой червь может питаться

небольшими животными, но с возрастом его пищеварительные органы дегенерируют и он питается за счёт продуктов фотосинтеза водорослей. Со временем червь начинает питаться клетками водоросли, поглощает их все и погибает от голода, но успевает отложить большое количество яиц.

КЛАСС УЛЬВОВИДНЫЕ - *ULVOPSIDA*

К классу относятся водоросли с коккоидным, сарциноидным, нитчатым, разноритчатым, псевдопаренхиматозным, паренхиматозным, сифональным, сифонокладальным типами таллома. Монадные стадии имеют терминальные жгутики. Корешковая система крестообразная, базальные тела ориентированы против часовой стрелки. На жгутиках могут присутствовать чешуйки. Митоз закрытый, центрискый. У большинства видов цитокинез происходит путём впячивания цитоплазматической мембраны. Циклы развития: гаплонтный, диплонтный и антитетический. Преимущественно морские, реже пресноводные и наземные представители.

Класс насчитывает около 100 родов и более 1000 видов. Для выделения порядков используют морфологические и ультраструктурные особенности, а также типы циклов развития. В некоторых системах выделяют 11 порядков. Наиболее крупными из них являются шесть: Улотрикоподобные (*Ulothricales*), Ульвоподобные (*Ulvales*), Трентеполиеоподобные (*Trentepohliales*), Кладофороподобные (*Cladophorales*), Дазикладоподобные (*Dasycladales*) и Каулерпоподобные (*Caulerpoales*).

Порядок Улотрикоподобные - *Ulothricales*

Представители порядка имеют разнообразные талломы - одноклеточные, нитчатые, разноритчатые, однослойные пластинчатые. Хроматофоры различной формы, преимущественно пластинчатые. Половой процесс - изогамия и гетерогамия. Клетки таллома одинаковые, каждая способна делиться, участвовать в росте таллома, образовывать зооспоры и гаметы. Особое строение имеет лишь

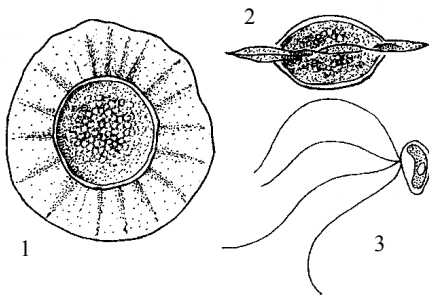


Рис. 165. *Pterosperma* sp.: 1,2 - фикома, вид сверху и сбоку; 3 - жгутиковая стадия

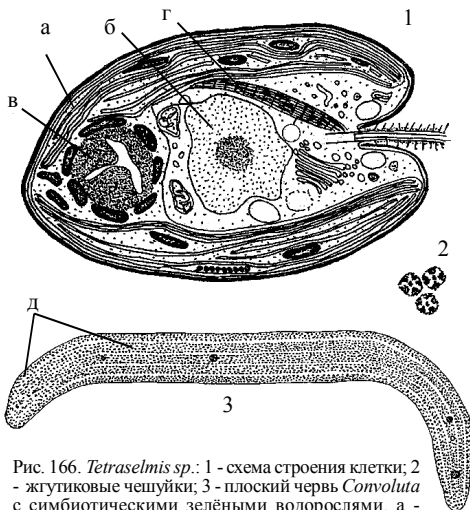


Рис. 166. *Tetraselmis* sp.: 1 - схема строения клетки; 2 - жгутиковые чешуйки; 3 - плоский червь *Convoluta* с симбиотическими зелёными водорослями. а - хроматофор; б - ядро; в - пиреноид; г - ризопласт; д - водоросли в теле червя

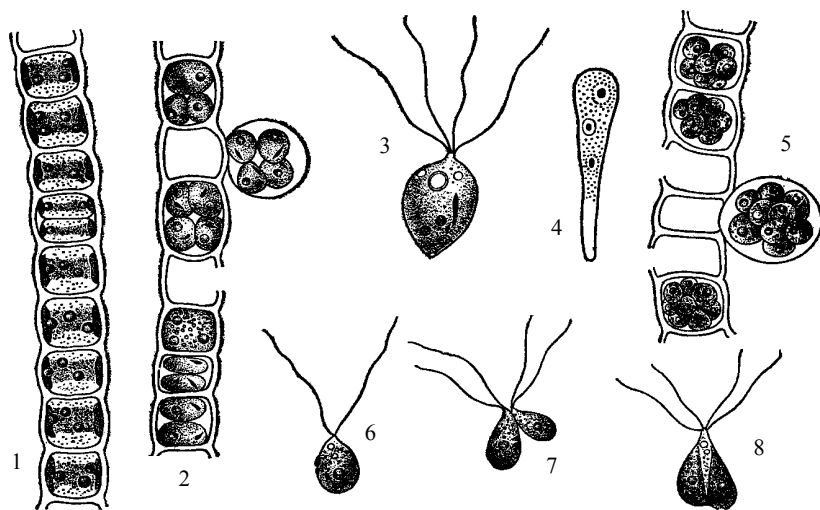


Рис. 167. *Ulothrix zonata*: 1 - часть таллома; 2 - образование зооспор; 3 - зооспора; 4 - прорастание зооспоры; 5 - образование гамет; 6 - гамета; 7 - копуляция гамет; 8 - планозигота

нижняя клетка нити у прикреплённых видов, служащая для прикрепления к субстрату.

Центральным родом порядка является Улотрикс (*Ulothrix*), виды которого распространены в пресных водоёмах, реже в солёных. Одним из самых распространённых видов является Улотрикс опоясанный (*Ulothrix zonata*, рис. 167), таллом которого представляет собой простую нить, прикрепляющуюся к субстрату ризоидальной клеткой. Клетки нити цилиндрические, содержат один хроматофор в виде неполного цилиндра, опоясывающего протопласт. При вегетативном размножении происходит фрагментация нити, распадающейся на короткие сегменты. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор, которые образуются в любой клетке, кроме базальной. Зооспоры имеют четыре жгутика на переднем конце, несколько сократительных вакуолей и поперечный хроматофор со стигмой. При половом размножении в клетках нити образуются гаметы, имеющие два жгутика. Половой процесс изогамный, гетероталлический или гомоталлический. Зигота сначала подвижна, с четырьмя жгутиками (планозигота), затем теряет жгутики, одевается толстой оболочкой и превращается в одноклеточный спорофит, имеющий сферическую форму (у многих морских видов яйцевидный и сидит на слизистой ножке). В период развития спорофита происходит накопление запасных питательных веществ, после чего происходит редукционное деление и формируются зооспоры, прорастающие в гаметофит.

Таким образом, у пресноводных видов, к которым относится *Ulothrix zonata*, имеется антитетический цикл развития с гетероморфной сменой поколений. У морских видов, например, у Улотрикса повислого (*Ulothrix flaccida*) зигота без периода покоя прорастает в нитчатый спорофит, продуцирующий зооспоры путём мейоза, т.е. цикл развития антитетический с изоморфной сменой поколений, где обе поколения могут быть самовозобновляющимися при помощи зооспор.

Порядок Ульвоподобные - *Ulvales*

Макроскопические водоросли, имеющие пластинчатый таллом, иногда приобретающий мешковидную или трубчатую структуру, прикрепляющийся к субстрату при помощи ризоидальных отростков. Также, как и у Улотрикоподобных, имеется постенный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами.

Типичным представителем порядка является Ульва зелёная (*Ulva viridis*, рис. 168), обитающая в морях как один из массовых видов водорослей. Таллом пластинчатый, состоящий из двух слоёв клеток. Первоначально таллом развивается как нить, приобретающая затем трубчатое строение. Затем стенки трубки смыкаются, и таллом растёт как двухслойная пластинка. Цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций, причем ни гаметофит, ни спорофит не способны к размножению при помощи зооспор и строго разделены по функциям: гаметофит продуцирует изогаметы, после слияния которых образуется планозигота, сразу прорастающая в спорофит. На нём в результате редукционного деления формируются гаплоидные зооспоры, возобновляющие гаметофит. Гаметофиты гетероталличны.

Для рода Энтероморфа (*Enteromorpha sp.*, рис. 169) характерна трубчатая структура таллома, стенка которого состоит из одного ряда клеток. Также характеризуется изоморфной сменой генераций, не имеющих морфологических различий. Зооспоры и гаметы выходят во внешнюю пору, образуящуюся на вершине сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки. При прорастании зооспор и зигот сначала формируется нитчатая стадия, переходящая затем в трубчатую.

Порядок Трентеполие- подобные - *Trentepohliales*

Небольшая группа, насчитывающая около 70 видов наземных водорослей с ветвящимися нитями. Клетки окрашены в оранжевый или коричневый цвет из-за наличия липидных капель, содержащих каротиноиды. Хроматофоры без пиреноидов, многочисленные, дисковидные. Цитокинез происходит с образованием фрагмопласта. Двужгутиковые гаметы формируются в гаметангиях, четырёхжгутиковые споры - в зооспорангиях. Гаметангии и зооспорангии морфологически отличаются от обычных клеток. У жгутиковых

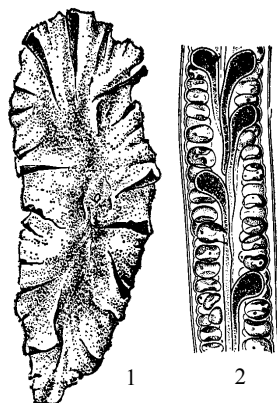


Рис. 168. *Ulva viridis*: 1 - внешний вид таллома; 2 - таллом в разрезе

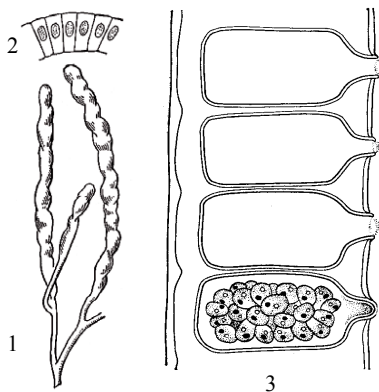


Рис. 169. *Enteromorpha sp.*: 1 - внешний вид; 2,3 - часть поперечного разреза со спорангиями

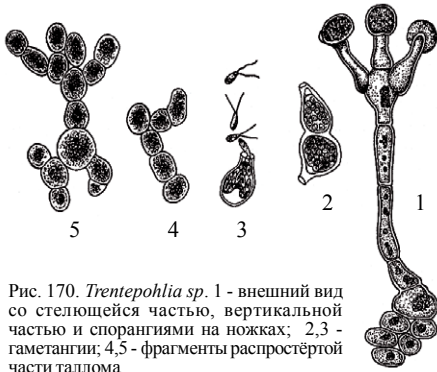


Рис. 170. *Trentepohlia* sp. 1 - внешний вид со стелющейся частью, вертикальной частью и спорангиями на ножках; 2,3 - гаметангии; 4,5 - фрагменты распростёртой части таллома

стадий отсутствует стигма, их четыре микротрубочковых корешка крестообразно расположены базально. Базальные тела ориентированы против часовой стрелки, но каждое базальное тело лежит на многослойной структуре (как у харовых и высших растений). Цикл развития антитетический с изо- и гетероморфной сменой генераций. Широко распространены в топиках, субтропиках и умеренных зонах. Встречаются на влажной почве, камнях,

строениях, коре деревьев и т.д. Некоторые виды - эндоситы, входящие в фикобионт лишайников.

Наиболее интересными особенностями обладают виды рода Трентеполия (*Trentepohlia* sp., рис. 170), широко распространённые в условиях суши на камнях, пнях, стволах деревьев, деревянных постройках, образуя порошковатые скопления оранжевого или бурого цвета. Таллом имеет одинаково развитые вертикальную и стелющуюся систему нитей, но, как правило, развитие получает одна из них. Рост нитей апикальный за счёт деятельности верхушечной клетки, на конце которой у ряда видов образует верхушечный слоистый колпачок. Поперечные перегородки между клетками имеют посередине пору, через которую проходит цитоплазматический тяж. Размножение большей частью вегетативное, клетки нитей легко отделяются друг от друга и разносятся ветром. Отдельные клетки также могут переносить неблагоприятные условия. Зооспоры образуются в особых клетках - зооспорангиях, имеющих ножку. Зрелые спорангии отделяются от ножки и разносятся ветром, освобождение и прорастание зооспор происходит при наличии влаги. На стелющихся нитях развиваются гаметангии, имеющие шаровидную форму, без ножки. Половой процесс изогамный.

Виды рода Цефалеурос (*Cephaleuros minimus*, рис. 171) имеют таллом из ветвящихся нитей, свободных или собранных в округлое многослойное псевдопаренхиматозное слоевище. Цикл развития антитетический с гетероморфной сменой генераций с хорошо развитым гаметофитом и редуцированным спорофитом. Гаметофит самовозобновляющийся, на нём формируются зооспорангии, в которых образуются четырёхжгутиковые зооспоры, из которых возобновляется гаметофит. На том же гаметофите формируются гаметангии, в которых

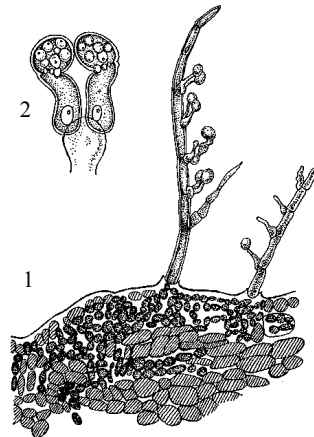


Рис. 171. *Cephaleuros minimus*: 1 - внешний вид в ткани листа, на вертикальных выростах спорангии на ножке; 2 - спорангии на клетках-ножках

образуются двужгутиковые гаметы. Оплодотворение происходит вне или внутри гаметангия. Представители рода обычно облигатные эпифиты, в тропиках и субтропиках встречаются паразитические виды, поселяющиеся в листьях таких деревьев, как кофе, какао, магнолия, цитрусовые, чай и др.

Порядок Кладофороподобные - *Cladophorales*

Представлен видами, таллом которых имеет сифонокладальное строение, т.е. поделён на многоядерные участки, изолированные друг от друга. Образование таллома происходит следующим образом: при прорастании зооспоры или зиготы сначала формируется сифональный многоядерный пузырь, внутри которого происходит распад протопласта на отдельные многоядерные участки, позднее отделяющиеся друг от друга перегородками. Каждый сегмент продолжает расти, пока их оболочки не соприкасаются и смыкаются. Характерной чертой этого процесса является независимость образования перегородок от деления ядер (сегрегативное деление), в то время как у клеточных водорослей процесс деления клетки начинается с деления ядра.

Кладофороподобные - морские обитатели, лишь отдельные виды живут в пресных водоёмах. Самые примитивные виды обитают в тропиках, более высокоорганизованные - в умеренных и северных широтах.

Наиболее простой таллом имеют виды рода Валония (*Valonia sp.*, рис. 171). У Валонии вздутой (*Valonia ventricosa*) имеется единственный пузырь, достигающий размеров куриного яйца, на нижней стороне которого формируются мелкие чечевицеобразные клетки, образующие ризоиды. У других видов кроме ризоидов развиваются и вторичные пузыри, похожие на материнский.

Более сложное строение имеет таллом видов рода Сифонокладус (*Siphonocladus sp.*, рис. 172). Сначала образуется булавовидный

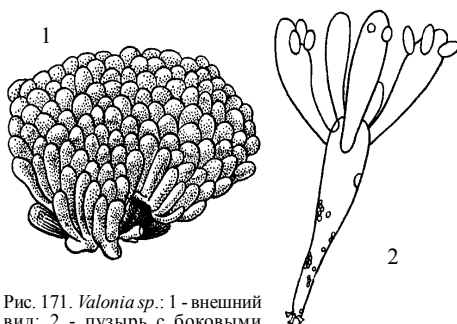


Рис. 171. *Valonia sp.*: 1 - внешний вид; 2 - пузырь с боковыми «ветвями»

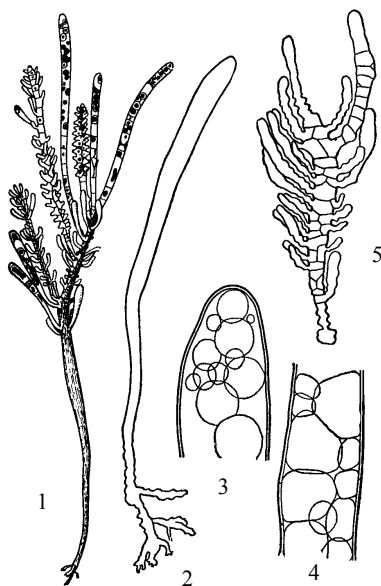


Рис. 172. *Siphonocladus sp.*: 1 - внешний вид; 2-5 - последовательные стадии развития таллома

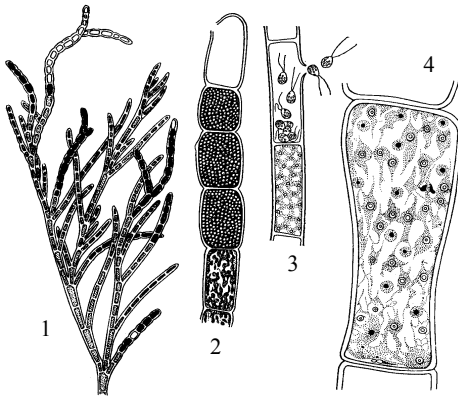


Рис. 173 *Cladophora sp.*: 1 - часть таллома; 2 - часть нити с гаметангиями; 3 - выход зооспор; 4 - клетка с ядрами и хромофорами

клеток толстая, слоистая, не ослизняющая. В постенной цитоплазме находятся многочисленные ядра и постенный сетчатый хромофор со многими пиреноидами. В молодом состоянии таллом прикреплён к субстрату, позднее обычно отрывается и образует скопления "тины". Бесполое размножение осуществляется зооспорами, развивающимися в обычных клетках, становящихся зооспорангиями. Половой процесс изогамный. У морских видов цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций. У пресноводных, в частности, у Кладифоры сборной (*Cladophora glomerata*), - диплонтный, гаметофит отсутствует, мейоз происходит перед образованием гамет. При прорастании зооспор или зиготы образуется сифональная булавовидная структура, дифференцированная на базальную часть, формирующую ризоиды, и апикальную, образующую таллом путём сегрегативного деления.

Порядок Дазикладоподобные - *Dasycladales*

Представлен хорошо обособленной группой морских водорослей с радиальной организацией таллома, представляющего собой одну гигантскую клетку, состоящую из неразветвлённой оси с мутовками радиально прикреплённых боковых ветвей. Клеточные стенки пропитываются известью.

В вегетативном состоянии таллом одноядерный, крупное ядро располагается в его основании в зоне ризоидов. Перед образованием гамет оно многократно делится (первое деление мейотическое) и таллом становится сифональным.

В Средиземном море обитает

пузырь, позднее делящийся на большое число неправильно расположенных разновеликих сегментов, которые растут, смыкаются друг с другом и с оболочкой первичного пузыря. Многие из них дают выросты наружу, в них происходит повторное сегрегативное деление и таким образом осуществляется "ветвление".

Виды рода Кладифора (*Cladophora sp.*, рис. 173) распространены в солёных и пресных водах. Таллом обильно ветвится, состоит из вытянутых цилиндрических клеток. Оболочка

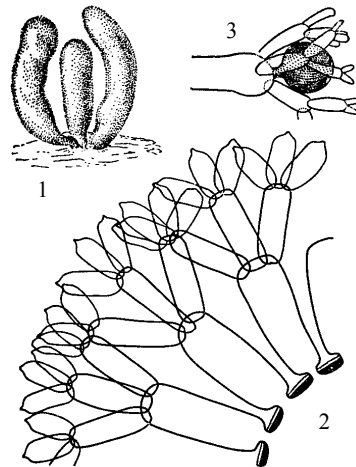


Рис. 174. *Dasycladus clavaeformis*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез центрального пузыря; 3 - боковая ветвь с гаметангием

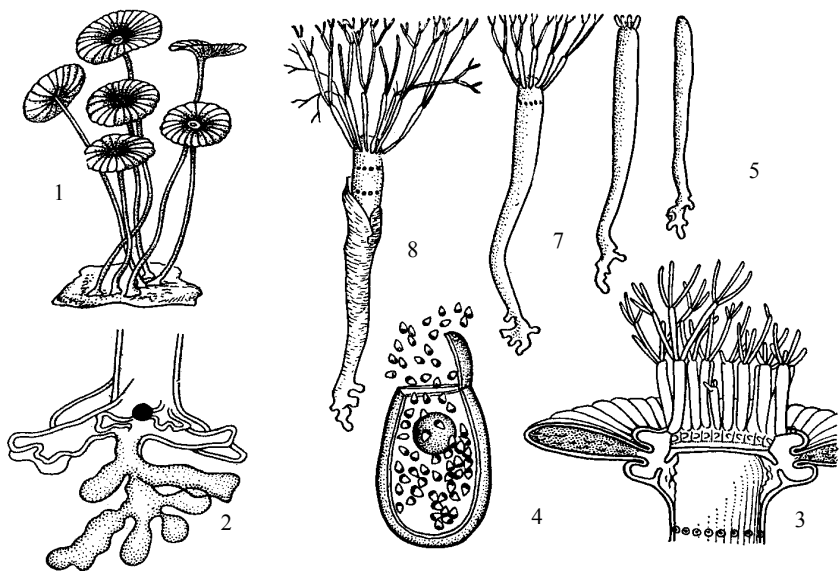


Рис. 175. *Acetabularia* sp.: 1 - внешний вид; 2 - основание таллома с ризоидами и ядром; 3 - мутовка гаметангиев; 4 - выход гамет из цисты; 5-8 - ранние стадии развития таллома

Дазикладус булавовидный (*Dasycladus clavaeformis*, рис. 174), образующий густые заросли не небольшой глубине. Центральная ось таллома достигает 5 см длины и прикрепляется к субстрату ризоидами. На ней плотно расположены мутовки из 10-15 боковых ветвей, образующих ветви второго и третьего порядков, отделённые друг от друга и главной оси перетяжками, оставляющими узкое отверстие. Гаметангии образуются на верхушках веточек первого порядка, в них переходят и хроматофоры веточек второго и третьего порядков. В результате гаметангии становятся тёмно-зелёными, а окружающие их части таллома - бледными. Половой процесс изогамный, из зиготы без периода покоя образуется новое растение.

У видов рода Ацетабулярия (*Acetabularia* sp., рис. 175) центральная часть, называемая стебельком, достигает в длину 3-5 см (у некоторых видов больше) и прикрепляется к субстрату с помощью лопастного ризоида. На вершине оси формируется мутовка мелких ветвящихся ассимиляторов. В таком виде водоросли существуют в течение 2-3 лет. Перед размножением у основания ассимиляторов возникает мутовка крупных выростов - гаметангиев, срастающихся своими боковыми поверхностями в виде зонтика (у многих видов гаметангии свободные). Гигантское ядро многократно делится и образовавшиеся мелкие ядра с током цитоплазмы перемещаются в гаметангии, которые после этого отделяются перегородкой. Внутри гаметангиев формируются шаровидные клетки, одевающиеся толстой оболочкой - цисты, выходящие в воду после разрушения гаметангиев. В цистах после многократного деления ядра формируются двужгутиковые изогаметы, выходящие во внешнюю среду через открывающееся крышечкой отверстие. Существует точка зрения, что мейоз происходит непосредственно перед образованием гамет, а до этого момента все ядра диплоидны.

Порядок Каулерпоподобные - *Caulerpales*

Представители порядка имеют крупный, иногда сложно морфологически расчленённый таллом, представляющий одну гигантскую клетку с многоядерным протопластом.

Род Каулерпа (*Caulerpa*) представлен видами, распространёнными в тропических морях, лишь немногие заходят в субтропические широты. В Средиземном море обитает Каулерпа прорастающая (*Caulerpa prolifera*, рис. 176). Таллом состоит из горизонтальной цилиндрической части - ризома, достигающего в длину нескольких десятков сантиметров, ветвящегося и

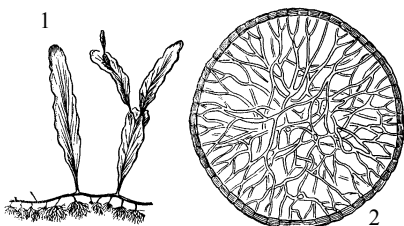


Рис. 176. *Caulerpa prolifera*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез ризома

прикрепляющегося к субстрату ризоидами. От ризома вверх отходят листовидные ассимиляторы. Внутри таллома развивается система скелетных тяжей, ориентированных радиально или перпендикулярно поверхности, пересекающих центральную полость в всех частях таллома. Стенка таллома состоит из каллозы и пектиновых веществ. Цитоплазма постенная, содержит большое количество ядер и хроматофоров. Размножение вегетативное отломившимися частями растения и половое. Половой процесс - гетерогамия, гаметы образуются мейозом внутри таллома в сгущающихся отдельных участках цитоплазмы. Для выхода гамет на поверхности таллома образуются специальные выросты - папиллы, с отверстием на вершине. Из зиготы вырастает новый диплоидный организм.

В Чёрном море широко распространены виды рода Бриопсис (*Bryopsis* sp., рис. 177). От ползучего малоразветвлённого ризома отходят

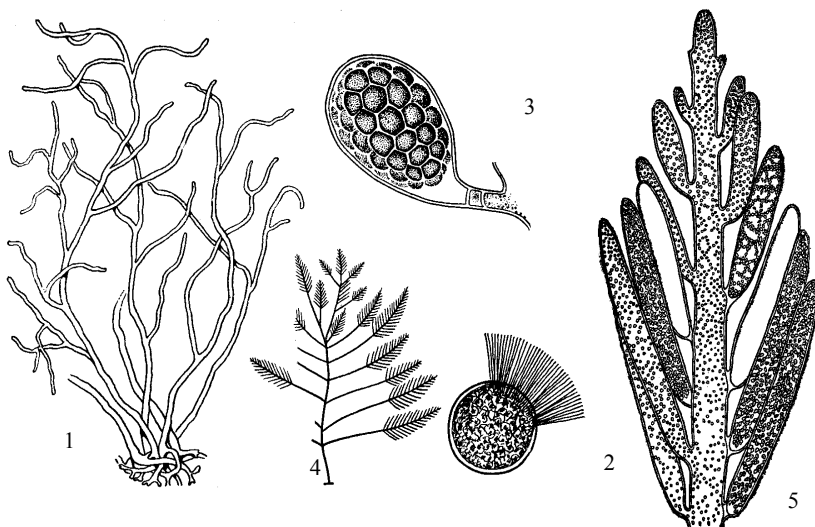


Рис. 177. 1 - внешний вид таллома *Derbesia neglecta*; 2 - зооспора; 3 - зооспорангий; 4 - внешний вид таллома *Bryopsis* sp.; 5 - часть таллома с гаметангиями

вертикальные толстые нити, несущие в верхней части перисто расположенные боковые ответвления с неполной перетяжкой у основания. Настоящих перегородок не образуется и всё растение представляет собой одну громадную клетку с непрерывной вакуолью. Вегетативное размножение легко осуществляется путём отрыва боковых ответвлений, которые в месте отделения закупориваются и развивают базальные ризоиды. Половой процесс

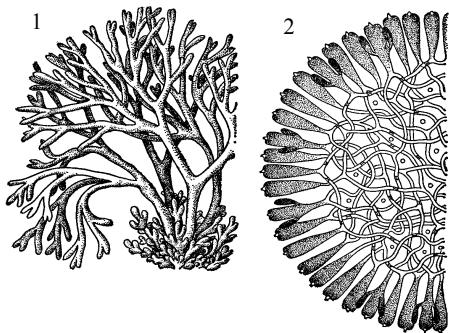


Рис. 178. *Codium tomentosum*.: 1 - внешний вид; 2 - часть разреза таллома

гетерогамный, гаметы образуются в боковых ответвлениях, которые при этом отделяются у основания от остального таллома перетяжкой. Зигота прорастает без периода покоя в спорофит, имеющий у разных видов разную форму и строение. Он может быть похож на гаметофит (изоморфная смена генераций), а может резко отличаться (гетероморфная смена генераций). У *Bryopsis halimoniae* спорофит представляет собой разветвлённую сифоновую водоросль, ранее известную под названием Дербезия незамеченная (*Derbesia neglecta*, рис. 177). В спорангиях Дербезии путём мейоза формируются стефаноконтные зооспоры, из которых вырастает гаметофит Бриопсиса.

Наиболее сложный сифональный таллом имеют виды рода Кодиум (*Codium*). У обитающего в Чёрном море Кодиума войлочного (*Codium tomentosum*, рис. 178) таллом состоит из плотно переплетённых нитей типичного сифонного строения. На поперечном разрезе таллома различают две зоны. Внутренняя зона образована пучком густоразветвлённых тонких бесцветных нитей. От периферических концов этих нитей отходят широкие и короткие пузыри - ассимиляторы, плотно сгруппированные и образующие зону коры. Размножение вегетативное и половое. При вегетативном размножении образуются специальные пузыри с ризоидами у основания, которые отделяются и укореняются, образуя новое растение. Половой процесс гетерогамный, гаметы образуются в пузырях кортикального слоя, которые становятся гаметагониями. Зигота без периода покоя прорастает в новое растение.

Внутри класса монофилетическую группу представляют порядки с сифональным и сифонокладальным талломами и Трентеполиеподобные. Филогенетическое древо имеет две основные ветви - Ульвоподобные и Улотрикоподобные с одной стороны, и Трентеполиеподобные с производными от них сифональными и сифонокладальными порядками с другой.

КЛАСС ТРЕБУКСИЕВИДНЫЕ - *TREBOUXIOPSIDA*

Преимущественно одноклеточные коккоидные формы, встречаются представители с сарциноидным и нитчатым талломами. Жгутиковые стадии имеют крестообразные микротрубчатые корешки с базальными телами, ориентированными против часовой стрелки, имеется ризопласт. Митоз полузакрытый, веретено метацентрическое. Цитокинез происходит

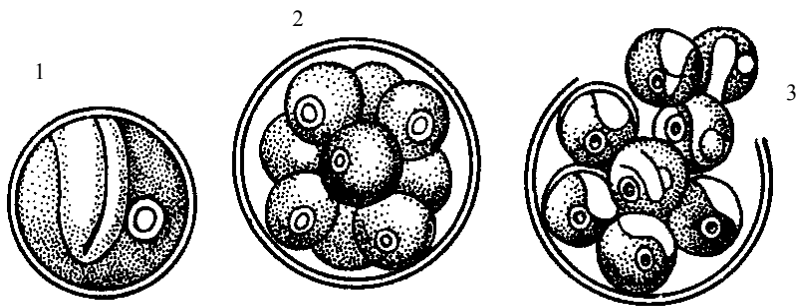


Рис. 179. *Chlorella sp.*: 1 - вегетативная клетка; 2-3 - образование и выход автоспор

путём впячивания цитоплазматической мембраны в совокупности с фикопластом. Размножение вегетативное, бесполое с помощью зооспор и апланоспор, половое. Пресноводные и наземные, реже морские представители, многие вступают в симбиотические отношения.

Большинство видов имеют коккоидную организацию таллома. По строению жгутикового аппарата Требуксиевидные ближе к Ульвовидным, чем к Хлоровидным, но геномный анализ показывает, что они образуют сестринскую группу с Хлоровидными. Выделяется несколько порядков, из которых рассмотрены три: Хлореллоподобные (*Chlorellales*), Требуксиеподобные (*Trebouxiales*), Празиолоподобные (*Prasiolales*).

Порядок Хлореллоподобные - *Chlorellales*

Объединяет коккоидные водоросли, размножающиеся автоспорами. Виды рода Хлорелла (*Chlorella sp.*, рис. 179) встречаются повсеместно - в планктоне, бентосе и нейстоне водоёмов, на почве, входят в качестве симбионта в состав лишайников и гидробионтов. Вегетативные клетки имеют шаровидную форму диаметром 15 мкм с чашевидным хроматофором, покрыты хорошо выраженной двухконтурной оболочкой. Размножение исключительно автоспорами, возникающими по 4-8 в одной клетке. Является удобным объектом для различных исследований и массового культивирования с целью практического использования в самых различных направлениях.

Порядок Требуксиеподобные - *Trebouxiales*

Включает представителей, встречающихся в лишайниках в качестве симбионта. Род Требухсия (*Trebouxia sp.*, рис. 180) имеет клетки сферического вида с осевым звёздчатым хроматофором с пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется голыми зооспорами. Встречается или в свободном виде в наземных местообитаниях, или как фикобионт в лишайниках.



Рис. 180. *Trebouxia sp.*

Порядок Празиолоподобные - *Prasiolales*

Одноклеточные, нитчатые и пластинчатые формы. Встречаются в пресных и морских водах и в наземных местообитаниях. Однорядное нитчатое строение может сохраняться в течение всей жизни, но чаще на определённом этапе развития клетки начинают делиться в двух плоскостях и образуются лентовидные однослойные талломы, а затем в трёх с

образованием многослойного плоского таллома.

Цикл развития отличается тем, что гаметофит образуется на спорофите в результате соматической редукции. У видов рода *Prasiola* (*Prasiola stipitata*, рис. 181) пластинчатые слоевища диплоидные, размножение бесполом и половым путем. При бесполом размножении клетки верхней части слоевища делятся и в них образуются апланоспоры, из которых снова вырастают диплоидные слоевища, подобные родительским. При половом размножении клетки верхней части слоевища делятся мейотически. Из одной диплоидной клетки возникают четыре гаплоидных. В результате последующих делений клеток верхняя часть слоевища становится многослойной. Часть клеток оказывается женскими, другая мужскими. Половой процесс - оогамия. В женских клетках образуется по одной крупной безжгутиковой гамете, мужские гаметы двужгутиковые. Зигота прорастает в диплоидное слоевище. Таким образом, у *Prasioly* наблюдается соматическая редукция, приводящая к образованию пластинчатого гаметофита в верхней части спорофита, т. е. при половом размножении формируется дибрионт.

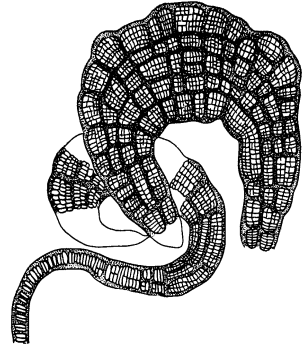


Рис. 181. *Prasiola stipitata*

Виды рода встречаются на почве, содержащей аммоний, на помёте птиц, на скалах, а также в холодных быстротекущих горных водотоках. Известны виды, обитающие в экстремальных условиях на побережье Антарктиды.

КЛАСС ХЛОРОВИДНЫЕ - *CHLOROPSIDA*

Таксон объединяет одноклеточные, колониальные, ценобиальные и многоклеточные представители с монадным, пальмеллоидным, коккоидным, сарциноидным, нитчатым, разноритчатым, сифональным типами талломов. Микротрубочковые корешки расположены крестообразно, базальные тела сдвинуты по часовой стрелке, не перекрещиваются, у некоторых видов есть ризопласт. Жгутики обычно голые, не покрытые органическими чешуйками. Митоз закрытый и полузакрытый, цитокinesis с образованием впячивания и фикопласта, у некоторых видов формируется клеточная пластинка с плазмодесмами. Размножение вегетативное, бесполое при помощи зооспор, апланоспор, автоспор и половое, половой процесс холо-, изо-, гетеро- и оогамный. Цикл развития гаплонтный с зиготической редукцией.

Один из крупных и разнообразных классов водорослей, во многих руководствах группируемый в порядке на основе морфологических особенностей: монадные представители - порядок *Volvocales*; коккоидные - *Chlorococcales*; гетеротрихальные - *Chaetophorales* и т.д. Применение методов филогенетического анализа показало, что существует параллельная эволюция организации таллома (такой параллелизм проявляется не только внутри класса, но и по сравнению с другими отделами), вследствие чего этот признак нельзя использовать для получения филогенетических систем. Расположение базальных тел жгутиков (друг против друга или сдвинутых по часовой стрелке) и число жгутиков лучше отражают филогенетические связи, чем тип таллома, наличие или отсутствие клеточной стенки и др. Поэтому в современных

классификационных системах порядки могут одновременно содержать представителей с разной организацией таллома. Класс включает следующие порядки: Сфероплееподобные (*Sphaeropleales*), Хламидомонадоподобные (*Chlamidomonadales*), Хетофороподобные (*Chaetophorales*), Эдогониеподобные (*Oedogoniales*).

Порядок Сфероплееподобные - *Sphaeropleales*

Порядок включает таксоны, имеющие подвижные клетки с противоположным расположением базальных тел, а также неподвижные формы, для которых показано сходство в ультраструктурных и молекулярных особенностях.

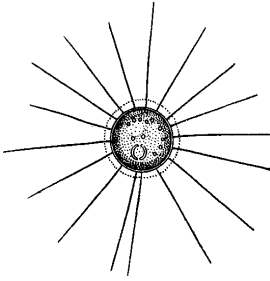


Рис. 182. *Golenkinia radiata*

Среди представителей порядка много видов, имеющих разнообразные выросты оболочки, помогающие парить в толще воды. Примером могут служить виды рода Голенкиния (*Golenkinia radiata*, рис. 182), представленные свободноживущими шаровидными клетками, стенки которых несут выросты в виде сплошных или полых щетинок. У видов этого рода обнаружен оогамный половой процесс. В одних клетках протопласт делится с образованием 8-16 двужгутиковых сперматозоидов, в других клетках развивается по одной яйцеклетке. Стенка оогониальной клетки в нескольких местах ослизняется и образуется проход для сперматозоидов. Зигота выходит из оболочки материнской клетки и переходит в состояние покоя.

Для многих родов характерен ценобий, состоящий из постоянного количества клеток, различно расположенных. Одним из таких родов является Сценедесмус (*Scenedesmus*), у которого эллипсоидальные или веретеновидные клетки соединены в простые или двойные ряды. У Сценедесмуса четырёххвостного (*Scenedesmus quadricauda*, рис. 183) ценобии четырёхклеточные, причём краевые клетки несут выросты стенки - шипы. При размножении в каждой клетке образуется 4 автоспоры, которые внутри оболочки слагаются в

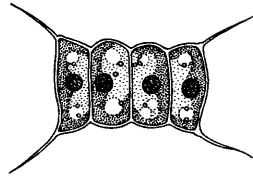


Рис. 183. *Scenedesmus quadricauda*

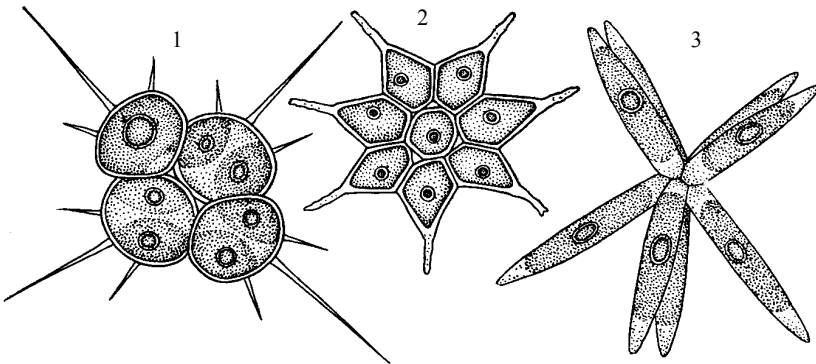
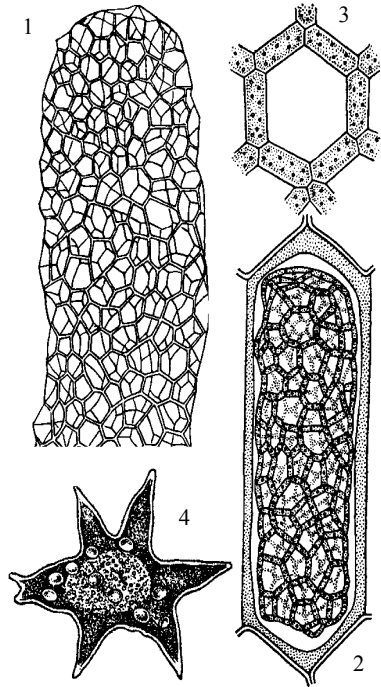


Рис. 184. 1 - *Tetrastrum triacanthum*; 2 - *Pediastrium simplex*; 3 - *Actinastrum hantzschii*

Рис. 185. *Hydrodictyon reticulatum*: 1 - часть ценобия; 2 - молодой ценобий внутри материнской клетки; 3 - часть молодого ценобия; 4 - стадия полиэдра



молодую колонию (автоколонию), выходящую через разрыв оболочки в воду и растущую только за счёт изменения размеров клеток, число их не меняется.

Подобные ценобии образуют и представители других родов - Тетраструм (*Tetrastrum triacanthum*, рис. 184,1), Актинаструм (*Actinastrum hantzschii*, рис. 184,3), Педиаструм (*Pediastrum simplex*, рис. 184,2). Последний отличается тем, что при бесполом размножении формируются зооспоры, выходящие в воду в слизистом пузыре, внутри которого некоторое время движутся, затем теряют жгутики и соединяются в новый ценобий, освобождающийся от слизистого пузыря.

Примером колониальных многоядерных организмов может служить Гидродикцион сетчатый, или Водяная сеточка обыкновенная (*Hydrodictyon reticulatum*, рис. 185), распространённый в стоячих или с

медленно текущей водой водоёмах, богатых азотистыми соединениями. Колония имеет вид замкнутого сетчатого мешка, достигающего нескольких десятков сантиметров в длину и 10-15 см в ширину. Стенки мешка образованы цилиндрическими клетками до 1 см длины с тупоконусными концами, которыми они соединяются по 3-4, образуя ячейки наподобие рыболовной сети. В стенном слое цитоплазмы находится сложнорассечённый хроматофор со многими пиреноидами, а под ним - многочисленные ядра (до нескольких тысяч). Средняя часть клетки занята крупной вакуолью с клеточным соком. При бесполом размножении в протопласте образуется от 7000 до 20000 зооспор, они некоторое время движутся в цитоплазме, затем теряют жгутики и соединяются в новую колонию (автоколонию), освобождающуюся при растворении оболочки материнской клетки. Она увеличивается в размерах за счёт роста клеток, а не изменения их количества, которые при этом становятся многоядерными. При половом размножении в клетках образуются до 30000 мелких гамет, которые выходят в воду и попарно копулируют (изогамия). Зигота прорастает после периода покоя, образуя 4 гаплоидные зооспоры, каждая из которых превращается в многоугольную, звёздчатую клетку, которую долгое время относили к самостоятельному роду Полиэдер (*Polyeder*), рис. 185,4. Эта клетка увеличивается в размерах, затем в её цитоплазме формируются зооспоры, образующие новую колонию, освобождающуюся после разрыва оболочки Полиэдра.

Виды рода *Sphaeroplea* (*Sphaeroplea*) имеют нитчатый таллом. Каждая клетка имеет множество кольцевых хроматофоров, расположенных друг над другом, и большое количество ядер. Клетки отделяются друг от

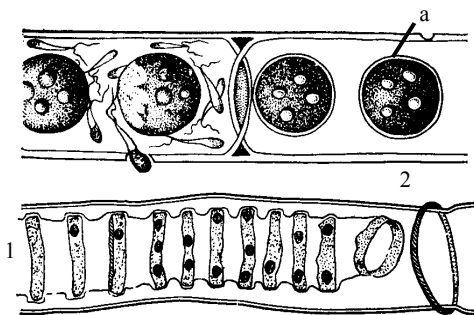


Рис. 186. *Sphaeroplea* sp.: 1 - хроматофоры в клетке; 2 - оплодотворение (а - зигота)

колец. Оогонии и антеридии не отличаются от обычных вегетативных клеток, развиваются на одной нити или на разных. В оогониях вся цитоплазма распадается на крупные сферические яйцеклетки, во время образования которых ядра не делятся. В антеридиях происходит многократное деление ядер и образуется несколько тысяч двужгутиковых сперматозоидов, выходящих наружу через отверстия в стенках клетки. Такие же отверстия возникают и в стенках оогониев, через них в воду диффундируют половые вещества, хемотоксически привлекающие сперматозоиды. Проникая через отверстия внутрь, сперматозоиды сливаются с яйцеклетками. Зигота одевается толстой оболочкой и образуется зимующая ооспора, которая после периода покоя редукционно делится и образует 4 двужгутиковые зооспоры, прорастающие в новые нити.

Порядок Хламидомонадоподобные - *Chlamidomonadales*

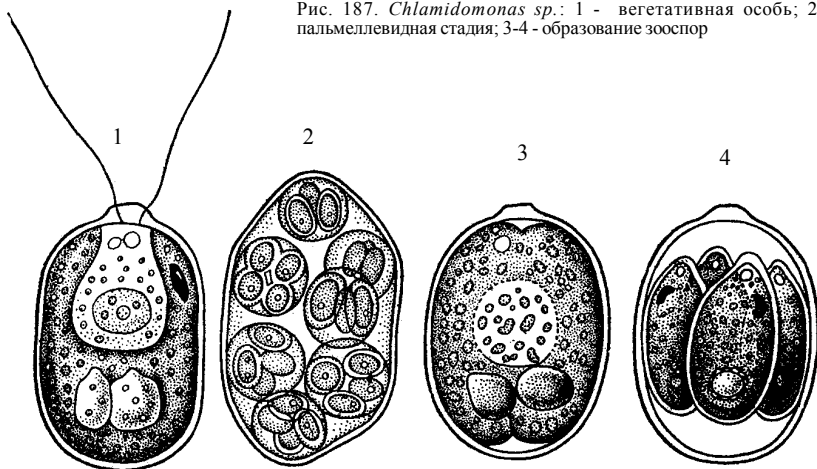
К порядку относятся водоросли со сдвигом базальных тел по часовой стрелке и с различным типом организации таллома. Этот порядок на основе данных анализа последовательности генов в ДНК включает три линии. Первая представлена водорослями с монадным талломом, ранее относимых к *Volvocales*. Сюда входит часть пальмеллоидных представителей из бывшего порядка *Tetrasporales*, имеющих двужгутиковые подвижные клетки. Вторая линия включает коккоидных представителей, ранее относимые к порядку *Chlorococcales*. Третья линия включает часть представителей с монадным талломом, ранее относимых к *Volvocales* (например, *Dunaliella*), коккоидные формы (*Chlorococcum*), ветвящиеся нитчатые и многоядерные сифональные.

Наибольшее распространение имеют виды рода Хламидомонада (*Chlamidomonas* sp., рис. 187), насчитывающий свыше 500 видов, обитающих в мелких, хорошо прогреваемых и сильно загрязнённых водоёмах. Клетка имеет сферическую или эллипсоидальную форму, одета плотной оболочкой, несёт на переднем конце два жгутика. Хроматофор чашевидный, с пиреноидом и стигмой в верхней части. В передней части клетки находятся сократительные вакуоли. В благоприятных условиях интенсивно размножается бесполом путём. При этом клетка останавливается, протопласт делится на 4-8 частей. Дочерние клетки вырабатывают жгутики и выходят наружу после ослизнения оболочки материнской клетки в виде зооспор и растут до размеров взрослой особи. Половой процесс изогамный. Гаметы образуются так же, как и зооспоры,

друга не сплошной перегородкой, а кольцевым утолщением с крупным отверстием посередине.

Оогамный половой процесс известен у видов рода Сфероплея (*Sphaeroplea*, рис. 186), имеющих нитчатый неразветвлённый свободноплавающий таллом. Нить состоит из сильно вытянутых цилиндрических клеток с большим количеством постенных хроматофоров в виде

Рис. 187. *Chlamidomonas* sp.: 1 - вегетативная особь; 2 - пальмеллеидная стадия; 3-4 - образование зооспор



но в большем количестве и меньших размеров.

У многих видов наблюдается гетероталлизм, когда половой процесс возможен лишь между гаметами, образованных разными организмами (такие гаметы обозначаются знаками "+" и "-"). При слиянии гаметы переплетают жгутики, после чего активируется автолитическая система клеток, растворяющая клеточные стенки. Освободившиеся от стенок протопласты сливаются, образуя зиготу, которая после периода накопления продуктов запаса (стадия спорофита) делится редукционно и образует гаплоидные зооспоры, вырастающие во взрослые особи. Таким образом, цикл развития Хламидомонады антитетический с преобладанием гаметофита.

Из ценобиальных форм наиболее обычны представители родов Гонимум (*Gonium*), Эвдорина (*Eudorina*) и Пандорина (*Pandorina*).

Ценобий Гонимума пекторального (*Gonium pectorale*, рис. 188,1) представляет собой плоскую слизистую пластинку, объединяющую 16 монадных клеток. У Эвдорины элегантной (*Eudorina elegans*, рис. 188,2) ценобий эллиптический, состоящий из 32 клеток, расположенных не в одной плоскости, а по периферии в поверхностном слое общей слизи в

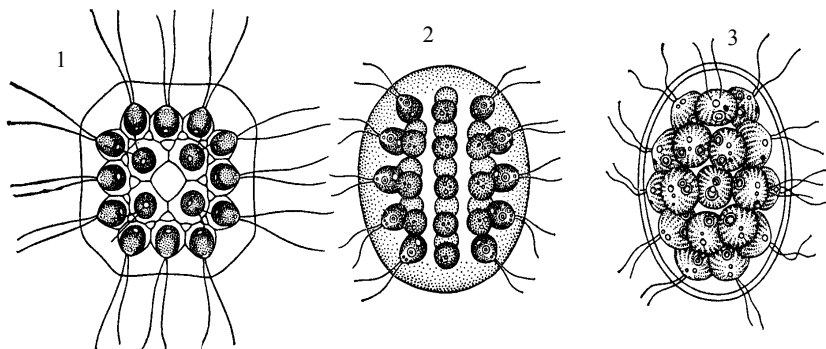


Рис. 188. 1 - *Gonium pectorale*; 2 - *Eudorina elegans*; 3 - *Pandorina morum*

5-8 рядов. Благодаря согласованному движению жгутиков, ценобий довольно быстро передвигается в толще воды. Все клетки также одинаковы и все способны к образованию бесполом путём новых дочерних ценобиев.

Широко распространённый вид Пандорина морум (*Pandorina morum*, рис. 188,3) представляет собой плотный эллипсоид, по периферии которого под плотным слоем слизи тесно располагаются 16 клеток, давящих друг на друга, так что они имеют гранёную форму, и только наружная часть выпуклая.

Все эти виды при неблагоприятных условиях могут переходить в пальмеллевидное состояние, при выходе из которого формируют зооспоры, развивающиеся в новые ценобии.

Наиболее высокоорганизованные представители имеют колониальную структуру таллома, как у Вольвокса золотистого (*Volvox aureus*, рис. 189). Колонии имеют вид слизистых шаров диаметром до 2 мм, в периферическом слое которых расположены от 20000 до 50000 хламидомонадоподобных клеток, сросшихся боковыми ослизнёнными поверхностями клеточных стенок и соединённые плазмодесмами. Клетки дифференцированы по функциям.

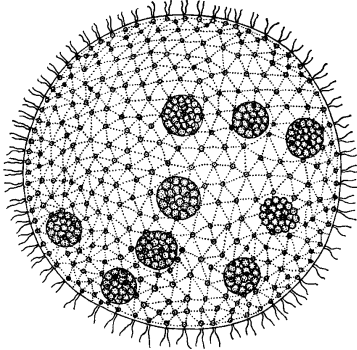


Рис. 189. *Volvox aureus*

Основную массу составляют вегетативные клетки, образующие периферическую часть колонии. Между ними разбросаны более крупные репродуктивные клетки. Часть из них являются клетками бесполого размножения - партеногонидиями. В результате многократных делений они дают начало новым колониям, формирующимся внутри материнской. Другая часть репродуктивных клеток образует гаметангии - оогонии и антеридии. В каждом оогонии формируется одна яйцеклетка, в антеридии - 64

сперматозоида. Половой процесс оогамный, после оплодотворения зигота превращается в ооспору с многослойной шиповатой оболочкой и запасом питательных веществ. После периода покоя ооспора делится мейозом и даёт начало новой колонии.

Встречаются представители, оболочка клеток которых в виде тонкого и нежного перипласта. Наиболее изученным родом является Дюналиелла (*Dunaliella*), виды которого обитают в солёных и солоноватых водоёмах. Тонкий перипласт позволяет клеткам изменять свою форму. Это типичные активные планктеры. Размножение в основном вегетативное, путём продольного деления клетки в подвижном состоянии. Известен также половой процесс в виде хологамии. В цикле развития также могут быть пальмеллоидные формы и цисты.

Порядок Хетофороподобные - *Chaetophorales*

Таллом нитчатый и гетеротрихальный, представленный системой вертикальных и горизонтальных разветвлённых нитей. Подавляющая часть видов является пресноводными обитателями.

В пределах порядка стелющиеся и вертикальные нити не у всех одинаково развиты и есть группы видов с развитой вертикальной системой нитей и недоразвитой горизонтальной и наоборот. Цитокинез

идёт с образованием клеточной пластинки, развивающейся от периферии к центру за счёт слияния везикул, производных аппарата Гольджи. В клеточной стенке присутствуют плазмодесмы. Во многих руководствах большинство представителей с нитчатым талломом помещено в порядок *Ulothricales*, а с разноритчатым - в порядок *Chaetophorales*. Однако ультраструктурные и молекулярные особенности выявили недостаточность такого подразделения.

Род Хетофора (*Chaetophora sp.*, рис. 190) имеет талломы, погружённые в общую слизистую оболочку, отчего могут принимать разную форму - шаровидную, полушаровидную, лопастную. Вертикальные нити ветвятся симподиально или моноподиально, однако из-за быстрого роста молодых боковых ветвей и перемещения их к вершине материнской клетки создаётся впечатление дихотомии. Нити заканчиваются бесцветными многоклеточными волосками. Бесполое размножение четырёхгугутиковыми зооспорами и апланоспорами, возникающими в конечных клетках ветвей. При половом размножении образуются двугугутиковые гаметы. Встречается как эпифит в стоячих и проточных пресных чистых водах.

У видов рода Драпарнальдия (*Draparnaldia sp.*, рис. 191) стелящиеся нити практически отсутствуют, а вертикальные хорошо развиты. Таллом состоит из главной вертикальной оси, несущей главным образом опорную функцию, сложенной крупными клетками. От оси отходят мутовки боковых ветвей, образованных в основном мелкими клетками, выполняющими основную ассимиляционную функцию. Прикрепление к субстрату осуществляется редуцированной стелющейся структурой с многоклеточными ризоидами.

Одинаково сложно развитую систему горизонтальных и вертикальных нитей имеет Фричиелла клубненосная (*Fritschiella tuberosa*, рис. 192), обитающая по берегам водоёмов и являющаяся амфибией. Горизонтальная система нитей погружена во влажный субстрат, на ней возникают зооспорангии и гаметангии. Вертикальная система находится над поверхностью субстрата в воздушной среде и выполняет функцию ассимиляции. Цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций, половой процесс изогамный.

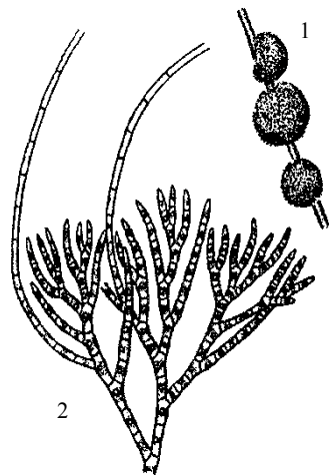


Рис. 190. *Chaetophora sp.*: 1 - внешний вид колонии; 2 - фрагмент таллома

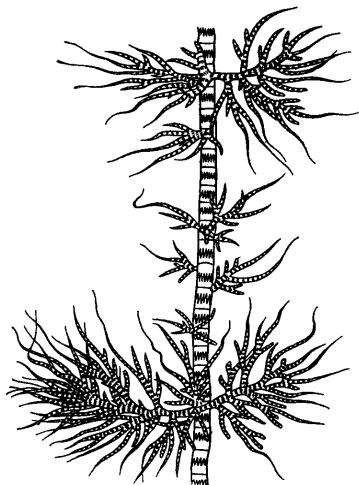


Рис. 191. *Draparnaldia sp.*

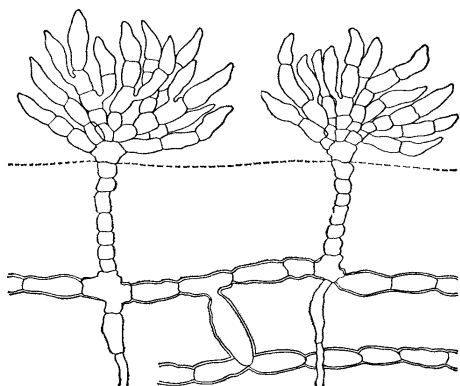


Рис. 192. *Fritschiella tuberosa*

У эпифитных и эндофитных видов развита главным образом горизонтальная система нитей. Одни из них развивают на стелющихся нитях короткие вертикальные, оканчивающиеся волосками, как у Пилинии морской (*Pilinia maritima*, рис. 192). У других волоски образуются непосредственно на клетках стелющихся нитей - Афанохета полихетовая (*Aphanochoete polychaete*, рис. 193).

Порядок Эдогониеподобные - *Oedogoniales*

Порядок включает три рода и около 600 видов ветвящихся и неветвящихся нитчатых водорослей, у которых деление клеток идёт с образованием колпачков. Характерно наличие стефаноконтных жгутиковых стадий (зооспоры, андроспоры, сперматозоиды) и у некоторых видов карликового мужского гаметофита - наннандрия.

Наибольшее распространение имеют виды рода Эдогонииум (*Oedogonium sp.*, рис. 194), встречающиеся в пресных водоёмах. Таллом имеет нитчатую структуру, прикрепляется к субстрату базальной клеткой. Нити сложены из цилиндрических клеток с гладкими или слегка волнистыми оболочками. Хроматофор состоит из узких продольных лент, соединённых между собой, с множеством пиреноидов.

Незадолго до деления клетки в её верхнем конце на внутренней стороне возникает утолщение в виде двух незамкнутых полуколец, опоясывающих клетку. После деления ядра образуется тонкая поперечная перегородка, соединяющаяся с боковой стенкой не сразу. Сначала валик разглаживается, его стенки вытягиваются, и образуется новый участок стенки - колпачок. Поперечная перегородка смещается вверх к основанию колпачка и сростается с боковой стенкой. Колпачок постепенно вырастает до размеров обычной клетки. Таким образом, из двух образовавшихся

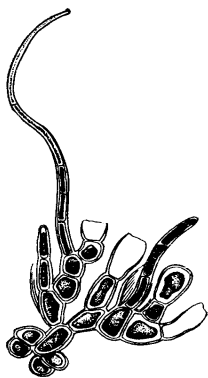


Рис. 192. *Pilinia maritima*

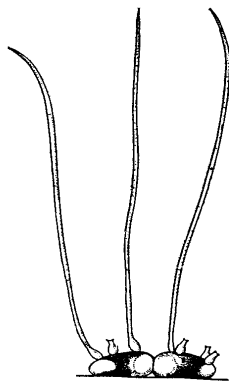


Рис. 193. *Aphanochoete polychaete*

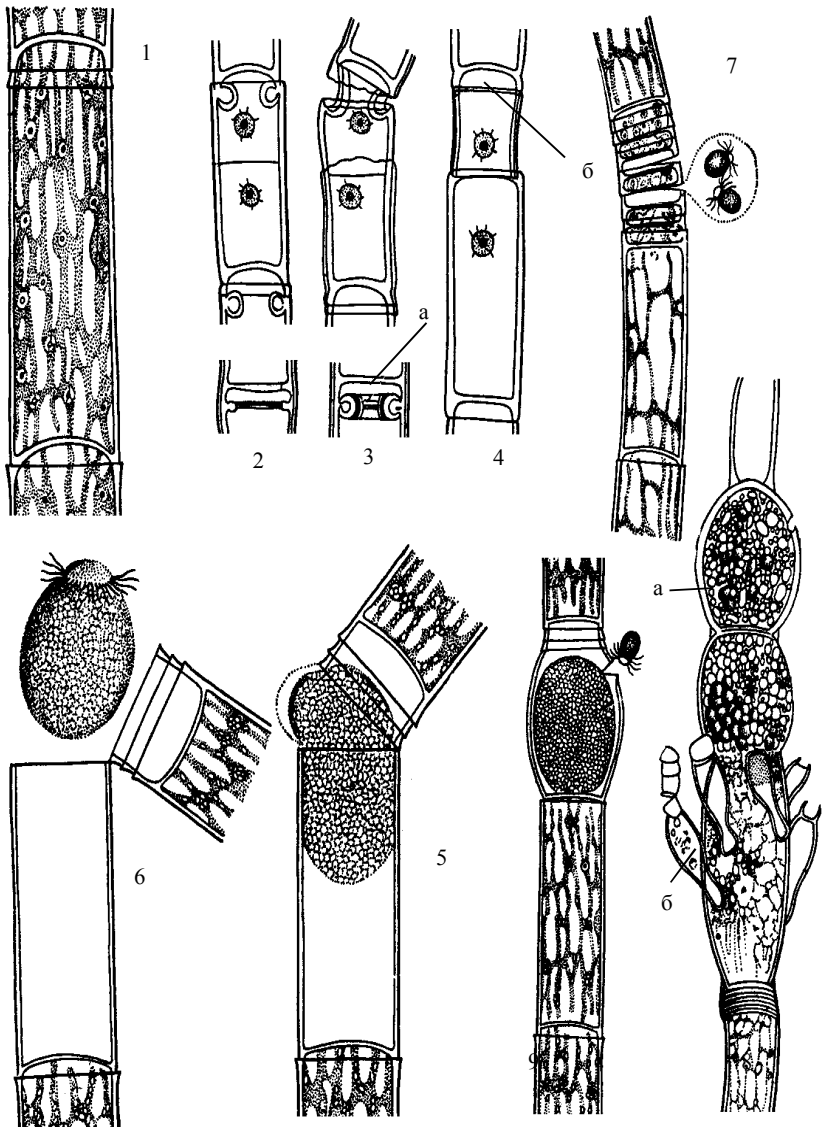


Рис. 194. *Oedogonium* sp. 1 - клетка; 2-4 - деление клетки с образованием валика (а) и колпачка (б); 5-6 - выход зооспоры; 7 - выход андреспор из андреспорангия; 8 - часть таллома с оогониями (а) и мужскими гаметофитами (б); 9 - оплодотворение яйцеклетки

клеток нижняя одета материнской оболочкой, а верхняя - новой, лишь на её вершине находится часть старой оболочки в виде колпачка. По числу колпачков можно судить о числе делений клетки.

Бесполое размножение осуществляется при помощи стефанококонтных зооспор, несущих на верхнем конце венец коротких жгутиков. Они возникают по одной в каждой клетке и выходят наружу в результате разрыва оболочки в верхней части клетки.

Половой процесс оогамный. Его особенностью является образование на нитях андроспорангиев, в которых формируются андроспоры, и оогониев, формирующих яйцеклетки. Из каждого андроспорангия выходит по одной андроспоре, которая прикрепляется к оогонию, или к нижерасположенной клетке, и прорастает в мужской гаметофит, состоящий из нескольких мелких клеток. Апикальная клетка гаметофита является антеридием. Образующиеся в антеридиях сперматозоиды похожи на зооспоры, но меньших размеров. Они проникают в оогонии через специальные отверстия, после оплодотворения формируется ооспора, переходящая в состояние покоя, одеваясь при этом толстой трёхслойной оболочкой и приобретая красно-бурую окраску. При прорастании ооспоры образуется 4 гаплоидные зооспоры, каждая из которых прорастает в новое растение.

Таким образом, в цикле развития Эдогониеподобных также существует дигонит, состоящий из нитчатого женского гаметофита, образующегося на нём недолговечного мужского гаметофита и одноклеточного спорофита в виде ооспоры.

Chlorophyta являются монофилетической группой, имеющей свои отличительные особенности. К ним относятся: наличие двумембранных хроматофоров; хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды и крахмал, откладывающийся в хроматофоре. Монофилетичность всей группы Зелёных водорослей подтверждается геномным анализом. Этот анализ показывает, что все *Chlorophyta* s.l. делятся на две важнейшие группы: собственно Зелёные водоросли (*Chlorophyta* s. str.) и Харовые (*Charophyta*). Их филогенетические отношения приведены на рисунке 195. В пределах первой группы имеются четыре независимые эволюционные линии - классы Хлоровидные, Требуксиовидные, Ульвовидные и Празиновидные.

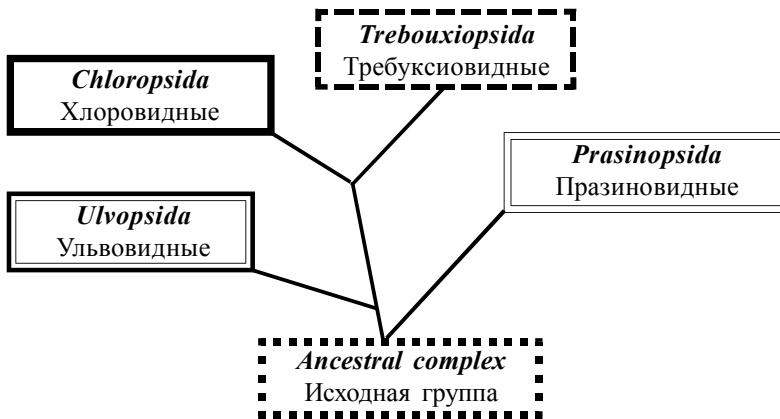


Рис. 195. Схема филогенетических отношения в отделе *Chlorophyta* s.str.

ОТДЕЛ ХАРООБРАЗНЫЕ - *CHAROPHYTA*

Группа пресноводных зелёных водорослей, давшая начало высшим растениям. Для представителей отдела характерно: асимметричное расположение жгутиковых корешков (рис. 196); на жгутиках могут присутствовать органические чешуйки; открытый митоз; цитокinesis с образованием борозды деления и клеточной пластинки с фрагмопластом; у некоторых порядков имеются плазмодесмы; клеточная стенка содержит целлюлозу, которая синтезируется розеточным мембранным комплексом, близким к таковому у высших растений. Цикл развития гаплонтный с зиготической редукцией.

Отдел насчитывает шесть классов:

Класс Мезостигмовидные - *Mesostigmatopsida* (*Mesostigmatophyceae*)

Класс Хлорокибовидные - *Chlorokybopsida* (*Chlorokybophyceae*)

Класс Клебсормидиевидные - *Klebsormidiopsida* (*Klebsormidiophyceae*)

Класс Зигнемовидные - *Zygnematopsida* (*Zygnematophyceae*)

Класс Колеохетовидные - *Coleochaetopsida* (*Coleochaetophyceae*)

Класс Харовидные - *Charopsida* (*Charophyceae*)

КЛАСС МЕЗОСТИГМОВИДНЫЕ - *MESOSTIGMATOPSIDA*

Пресноводные монадные водоросли, клетка которых покрыта органическими чешуйками. Класс включает один одноимённый порядок, представителей которого ранее относили к Празиновидным, от которых они отличаются формой клетки, своеобразными чешуйками, строением корешковой системы. Клетка видов рода Мезостигма (*Mesostigma sp.*, рис. 197) имеет дисковидную форму. Жгутики выходят из впачивания,

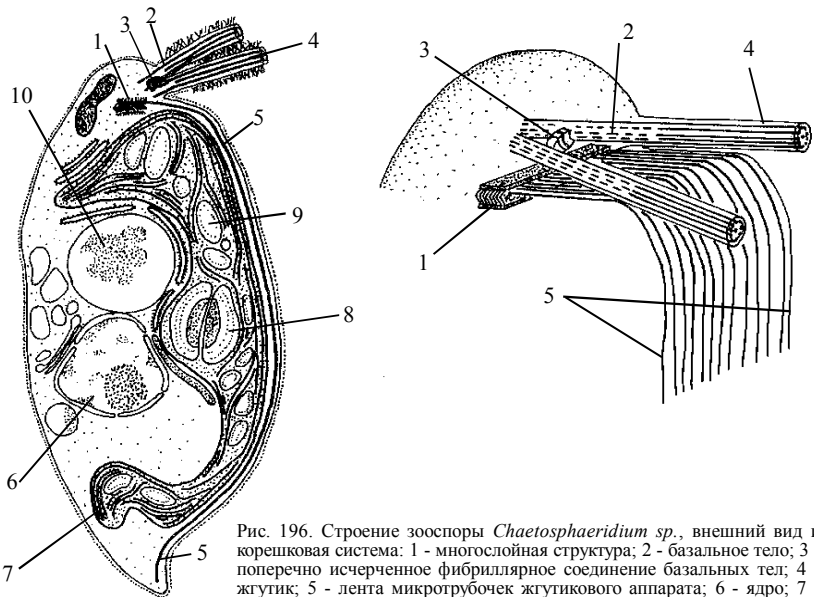


Рис. 196. Строение зооспоры *Chaetosphaeridium sp.*, внешний вид и корешковая система: 1 - многослойная структура; 2 - базальное тело; 3 - поперечно исчерченное фибриллярное соединение базальных тел; 4 - жгутик; 5 - лента микротрубочек жгутикового аппарата; 6 - ядро; 7 - хроматофор; 8 - пиреноид; 9 - крахмальное зерно; 10 - вакуоль

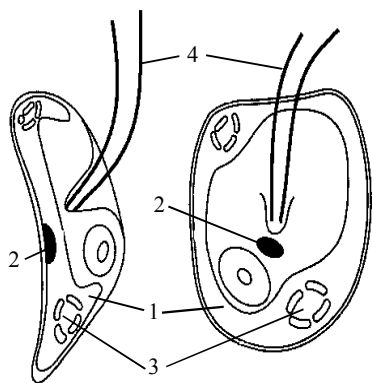


Рис. 197. *Mesostigma* sp.: 1 - хроматофор; 2 - стигма; 3 - пиреноид; 4 - жгутик

расположенного в центре клетки на плоской стороне. Базальные тела жгутиков связаны фибриллярными соединениями, как у других Зелёных водорослей. От каждого базального тела отходит по одному корешку, состоящему из 5-7 микротрубочек. Проксимальная часть каждого корешка - многослойная структура. Жгутики покрыты тремя слоями чешуек. В клетке расположен единственный пластинчатый хроматофор, содержащий несколько пиреноидов. Стигма состоит из двух или трёх слоёв глобул и лежит в хроматофоре. Это единственный случай нахождения стигмы у представителей отдела. Между хроматофором и базальными телами

жгутиков располагается крупная пероксисома. Размножение путём деления клетки пополам.

КЛАСС ХЛОРОКИБОВИДНЫЕ - *CHLOROKYBOPSIDA*

Класс монотипный, содержит один порядок и один род - Хлорокибус (*Chlorokybus atmophyticus*, рис. 198), виды которого распространены в пресных водах и наземных местообитаниях, имеют сарциноидные талломы, состоящие из групп округлых или эллипсоидных клеток, покрытых толстым слоем слизи. Имеется пероксисома, связанная с базальными телами жгутиков. При бесполом размножении в клетках формируются по одной двужгутиковой зооспоре, которая освобождается после разрушения оболочки материнской клетки. Отличительной особенностью являются латеральные жгутики. Тело и жгутики зооспор покрыты плоскими чешуйками, жгутики покрыты волосками. Имеется единственная многослойная структура, связанная с одним корешком, который состоит из 10-11 микротрубочек. После периода плавания зооспоры округляются, втягивают жгутик и вырабатывают клеточную

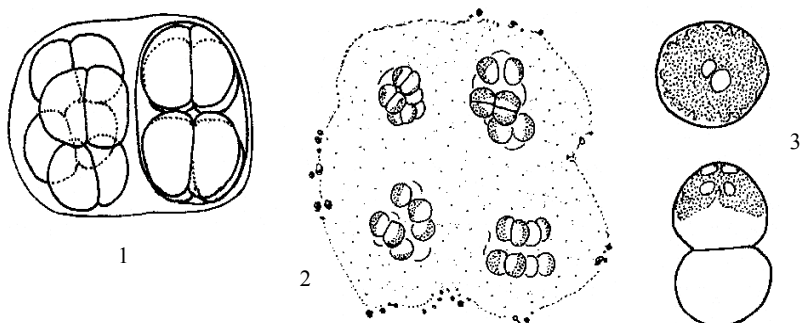


Рис. 198. *Chlorokybus atmophyticus*: 1 - сарциноидные пакеты клеток; 2 - слизистая колония, содержащая пакеты клеток; 3 - отдельные клетки

стенку. Митоз открытый, с центриолями. Половое размножение неизвестно.

КЛАСС КЛЕБСОРМИДИЕВИДНЫЕ - *KLEBSORMIDIOPSISIDA*

Также монотипный таксон, включающий один порядок, объединяющий неветвящиеся нитчатые формы, между клетками которых отсутствуют плазмодесмы. При бесполом размножении в клетках формируется по одной зооспоре с латеральными жгутиками. Корешковая система асимметричная, имеется многослойная структура. Зооспоры голые, освобождаются через пору в клеточной стенке, у них отсутствует стигма. Тело зооспоры покрыто чешуйками, на жгутиках нет ни чешуек, ни волосков.

Виды рода Клебсормидиум (*Klebsormidium sp.*, рис. 199) имеют таллом в виде неветвящихся неприкрепленных нитей, близких по внешнему виду к Улотриксоподобным. Нити легко распадаются на отдельные фрагменты, состоящие из одной или нескольких клеток. Хроматофор пластинчатый, постенный, с одним пиреноидом. В клетках по одной крупной пероксисоме, прижатой к хроматофору, а не к базальным телам жгутиков. Митоз открытый, с центриолями, расположенными на полюсах веретена. Цитокинез идёт за счёт впячивания мембраны. Размножение вегетативное, бесполое при помощи зооспор и апланоспор, половое (известна гетерогамия). Клебсормидиум встречается в пресных стоячих и проточных водах, в наземных местообитаниях - на коре деревьев, на почве, в почве.

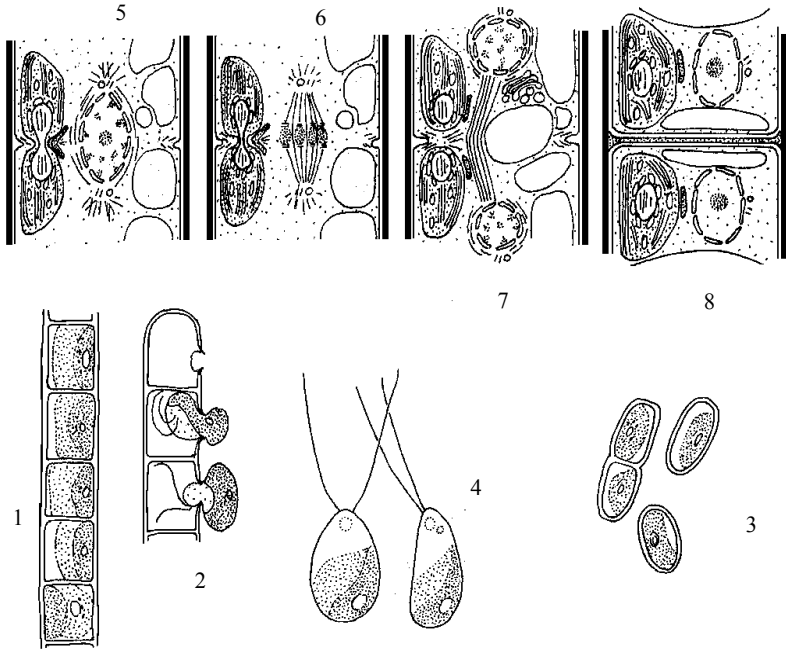


Рис. 199. *Klebsordinium sp.*: 1 - внешний вид нити; 2 - выход зооспор; 3 - фрагментация нити на отдельные клетки; 4 - зооспоры; 5-8 - митоз и цитокинез.

КЛАСС ЗИГНЕМОВИДНЫЕ - *ZIGNEMATOPSIDA*

Класс объединяет одноклеточные или нитчатые водоросли, характеризующиеся полным отсутствием подвижных стадий в цикле развития и особым типом полового процесса - конъюгацией, во время которого гамет не образуется и происходит слияние содержимого двух вегетативных клеток. Митоз идёт без центриолей, ядерная оболочка исчезает в анафазе. При цитокинезе образуется примитивный фрагмопласт, перегородка образуется путём впячивания плазмалеммы, без плазмодесм.

Делится на 4 порядка: Мезотениеподобные (*Mesotaeniales*), Гонатоизигоподобные (*Gonatozygales*), Зигнемоподобные (*Zygnematales*) и Десмидиеподобные (*Desmidiaceales*).

Порядок Мезотениеподобные - *Mesotaeniales*

Одноклеточные коккоидные формы. Клетки вытянутые, с закруглёнными концами, в поперечном сечении округлые, без перетяжек посередине. Оболочка клетки гладкая, без пор, со слизистой обёрткой. Хроматофоры отличаются большим разнообразием: плоские, с рёбрами, радиальными выростами, лопастные, звёздчатые, лентовидные и др.

Виды рода Нетриум (*Netrium sp.*, рис. 200) имеют крупные клетки до 575 мкм длины, размножающиеся путём деления поперечной перегородкой пополам. При конъюгации происходит сближение клеток и выработка общей слизи. На боковых поверхностях расположенных параллельно клеток появляются конъюгационные выросты, растущие навстречу друг другу. В месте их соприкосновения оболочки клеток растворяются, и образуется конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты обеих клеток и образуется зигота. Она одевается

толстой многослойной оболочкой и переходит в состояние покоя. С наступлением благоприятных условий ядро делится редукционно, образуя четыре ядра, каждое из которых прорастает в новую клетку.

У видов рода Спиротения (*Spirotaenia sp.*, рис. 201) процесс конъюгации более сложный. Содержимое каждой из двух конъюгирующих клеток разделяется на две части и формируются две округлые гаметы. После этого оболочки клеток расплываются и гаметы разных клеток попарно сливаются. В результате получают две зиготы, погружённые в слизистый футляр. При прорастании зигот образуется четыре, реже два проростка.

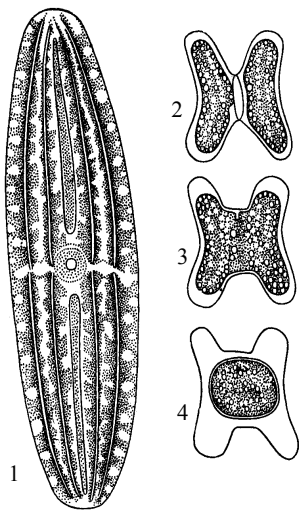


Рис. 200. *Netrium sp.*: 1 - внешний вид; 2-4 - последовательные стадии конъюгации

Порядок Гонатоизигоподобные - *Gonatozygales*

Обладают переходным типом таллома от одноклеточного к нитчатому. Клетки цилиндрические, длина их в 10-40 раз превышает ширину и достигает 1 мм, соединены в хрупкие нити. При малейшем

прикосновении нить распадается на отдельные клетки, так как связь между клетками очень слабая и обусловлена лишь незначительным смыканием слегка вздутых концов.

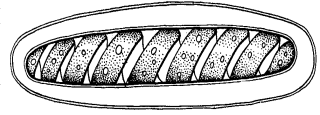


Рис. 201. *Spirotaenia* sp.

Виды рода Гонатоизгон (*Gonatozygon*, рис. 202) обитают в планктоне торфяных водоёмов и сфагновых болот. Клетки обладают способностью откладывать железо в клеточных оболочках, особенно на концах клетки. Иногда наблюдается развитие конечных вакуолей, содержащих кристаллы гипса. Хроматофоры в виде извилистой пластинки с правильным центральным рядом пиреноидов. Ядро занимает центральное положение.

Конъюгация происходит между двумя клетками после распада нити. Конъюгационный канал очень короткий, он быстро набухает и образовавшаяся зигота кажется прикреплённой к обоим конъюгирующим клеткам. Она имеет правильную шаровидную форму и покрыта толстой оболочкой. При прорастании зиготы происходит редукционное деление, при этом три ядра редуцируются. Таким образом, из зиготы формируется один проросток.

Порядок Зигнемоподобные - *Zygnematales*

Объединяемые в порядок водоросли имеют нитчатый свободноплавающий таллом. Образуют на поверхности водоёмов большие скопления - "тину". Каждая нить сложена из ряда цилиндрических одноядерных клеток, плотно примыкающих друг к другу. Вся нить покрыта слизистым чехлом.

Хроматофоры трёх типов. У видов рода Мужоция (*Mougeotia* sp., рис. 203,1) хроматофор в виде плоской пластинки с несколькими пиреноидами, способной в зависимости от степени освещённости поворачиваться к лучам света под различными углами. Хроматофоры видов рода Зигнема (*Zygnema* sp., рис. 203,2) звёздчатые, каждый с крупным центральным пиреноидом. Лентовидные хроматофоры, расположенные спирально в постенном слое цитоплазмы наблюдаются у Спирогиры (*Spirogyra* sp., рис. 203,3). Ядро занимает центральное положение. Любая клетка нити способна к росту и делению.

Вегетативное размножение осуществляется благодаря разрыву нити на отдельные фрагменты. Наиболее обычна лестничная конъюгация, при которой нити располагаются параллельно друг другу и покрываются общей слизью. Противолежащие клетки образуют выросты, которые соприкасаются и срастаются концами. Удлиняясь, выросты раздвигают нити, и возникает фигура в виде лестницы (рис. 204). Стенки выростов в месте соприкосновения растворяются и образуется конъюгационный канал. Протопласт сжимается за счёт появления пульсирующих

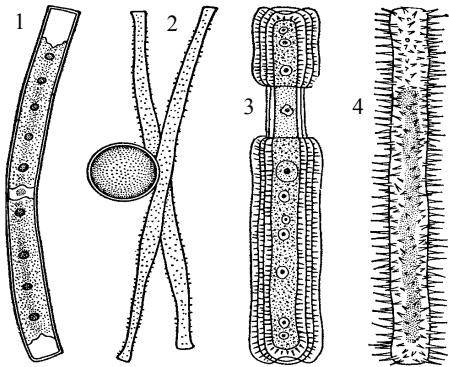


Рис. 202. Виды рода Гонатоизгон: 1 - *Gonatozygon kinhanii*, вегетативная клетка; 2 - *G. brebissonii*, конъюгация; 3 - *G. monotaenium*, сегментированность оболочки; 4 - *G. aculeatum*, шиповатость оболочки

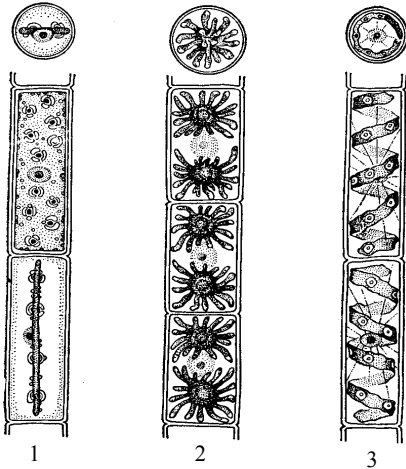


Рис. 203. Участки таллома Зигнемоподобных: 1 - *Mougeotia sp.*; 2 - *Zignema sp.*; 3 - *Spirogyra sp.*

вакуолей, при помощи которых жидкость из центральной вакуоли выпрыскивается в пространство между клеточной стенкой и протопластом. Сжавшийся протопласт из одной клетки перетекает в другую, где происходит их слияние и образование зиготы. Появление сократительных вакуолей и отставание протопласта от стенок наблюдается и в воспринимающей клетке, но значительно позднее, чем в отдающей.

У Мужоции и некоторых видов Зигнемы слияние протопластов происходит в конъюгационном

канале, который при этом расширяется в центральной части.

Помимо лестничной иногда наблюдается боковая конъюгация, когда конъюгационный канал возникает между соседними клетками одной и той же нити (рис. 205, I).

Образовавшаяся в результате слияния протопластов игота округляется, одевается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. Ядра сливаются незадолго перед её прорастанием, первое деление зиготы редукционное, причём из четырёх гаплоидных ядер остаётся жизнеспособным только одно и развивается только один проросток (рис. 205, 2).

Порядок Десмидиеподобные - *Desmidiiales*

Крупный таксон, насчитывающий несколько тысяч видов, включает одноклеточные, реже колониальные нитчатые формы, клетки которых состоят из двух симметричных половинок - полуклеток, имеющих самую разнообразную форму. Клетка имеет три плоскости симметрии, её внешний вид зависит от того, с какой стороны её рассматривать. Различают вид спереди, сбоку и сверху. У большинства видов в пересечении плоскостей симметрии клетки имеется более или менее заметная перетяжка. У некоторых видов перетяжки нет, например, у Клостериума (*Closterium sp.*, рис. 206). Благодаря своеобразному способу деления, одна полуклетка старше другой.

Оболочка клеток слоистая, состоит из трёх слоёв, средней и внутренней из которых являются целлюлозными, состоят из микрофибрилл, перекрещивающихся друг с другом. Природа наружного слоя ещё не установлена, но он является непроницаемым. В оболочке имеются поры, через которые внутреннее содержимое сообщается с внешней

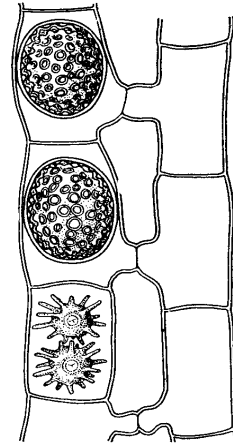


Рис. 204. Конъюгация у Зигнемы

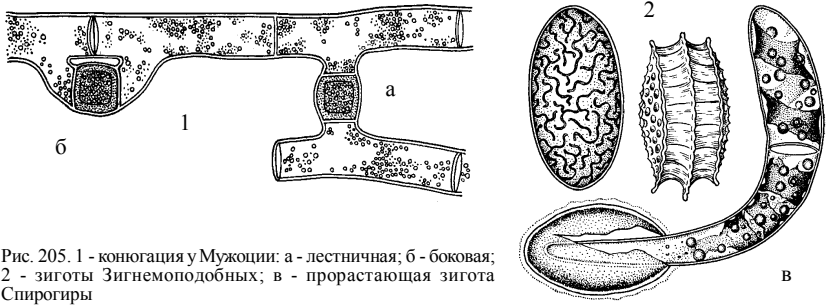


Рис. 205. 1 - конюгация у Мужоци: а - лестничная; б - боковая; 2 - зиготы Зигнемоподобных; в - прорастающая зигота Спиригиры

средой, через них выделяется экскреторная слизь, постоянно окружающая клетку, удаляются из клетки продукты жизнедеятельности, а также поступают питательные вещества из внешней среды. Структура оболочки может быть усложнена различными выростами - выпуклостями, буграми, шипами и др., являющимися важными систематическими признаками. Внешний слой часто пропитывается соединениями железа, что придаёт клеткам ржавый цвет.

Водоросли обладают способностью передвигаться при помощи слизи, выделяемой через поры. При этом один конец клетки временно прикрепляется к субстрату, а другой выполняет ритмические колебательные движения под углом 180 градусов. Через некоторое время свободный конец прикрепляется к субстрату, а колебательные движения осуществляет второй конец. Так, прикрепляясь то одним, то другим концом, клетка передвигается.

Ядро в клетке занимает центральное положение в области перешейка,

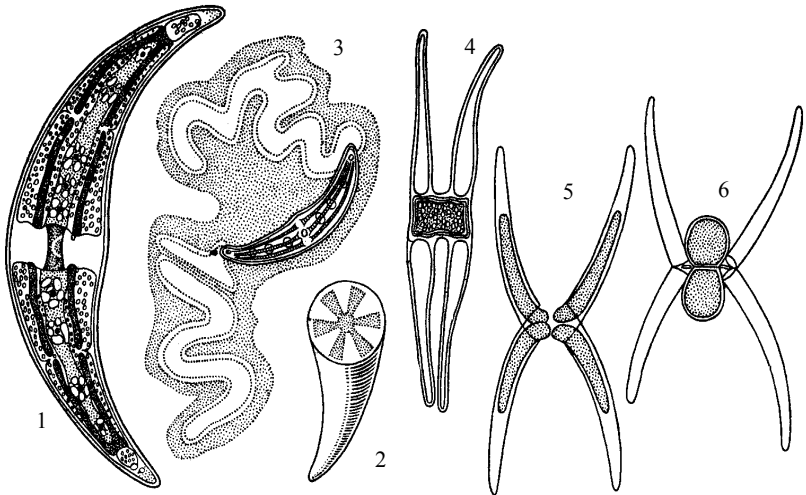


Рис. 206. *Closterium* sp.: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез клетки; 3 - выделение слизи на концах клетки; 4 - конюгация; 5-6 - конюгация с образованием двойной зиготы

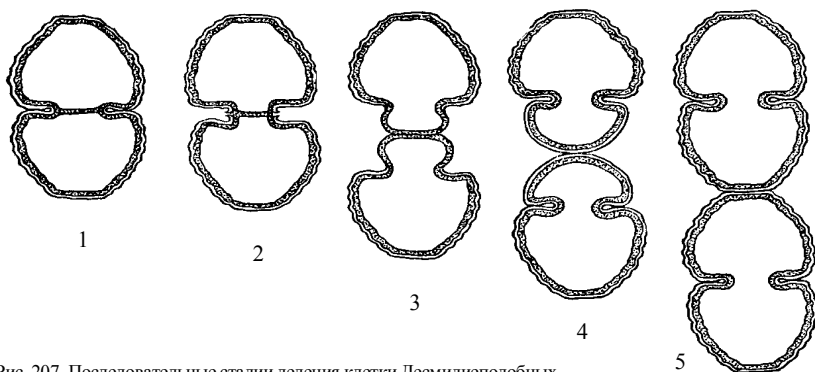


Рис. 207. Последовательные стадии деления клетки Десмидиеподобных

соединяющего две полуклетки. Хроматофоры у большинства видов осевые, по одному в каждой половине. Они состоят из центральной части, где располагаются пиреноиды, от которых по радиусам расходятся пластинки или отростки. Реже хроматофоры постенные. У некоторых видов на концах клетки имеются терминальные вакуоли, содержащие кристаллы гипса.

Вегетативное размножение начинается с деления ядра клетки, расходящихся к центрам полуклеток. После этого в середине перешейки образуется перегородка, плотно примыкающая краями к внутреннему слою оболочки. Затем область перешейки вытягивается и две полуклетки отодвигаются друг от друга, недостающая половина достраивается заново, достигая размеров исходной. Также делятся и хроматофоры, один из них переходит в новую полуклетку (рис. 207).

При конъюгации клетки сближаются и одеваются общей слизистой оболочкой, причём у многих видов половинки клеток расходятся, освобождая протопласты, которые сливаются друг с другом. Наблюдается также предварительное деление протопласта на две гаметы, в этом случае образуется две зиготы. У *Клостериума* (*Closterium sp.*, рис. 206) в области симметрии каждой клетки образуется конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты конъюгирующих клеток. Зрелые зиготы одеты трёхслойной оболочкой. При прорастании зиготы происходит редукционное деление ядра и из четырёх ядер два остаются жизнеспособными и образуется два проростка.

У некоторых видов клетки после деления не расходятся, а остаются плотно соединёнными, как, например, у видов рода *Десмидиум* (*Desmidium swartzii*, рис. 208). Нити обычно скручены по спирали

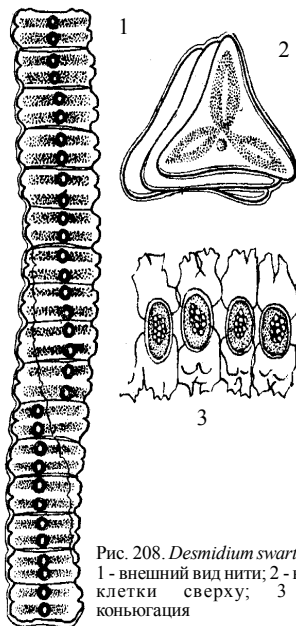


Рис. 208. *Desmidium swartzii*: 1 - внешний вид нити; 2 - вид клетки сверху; 3 - конъюгация

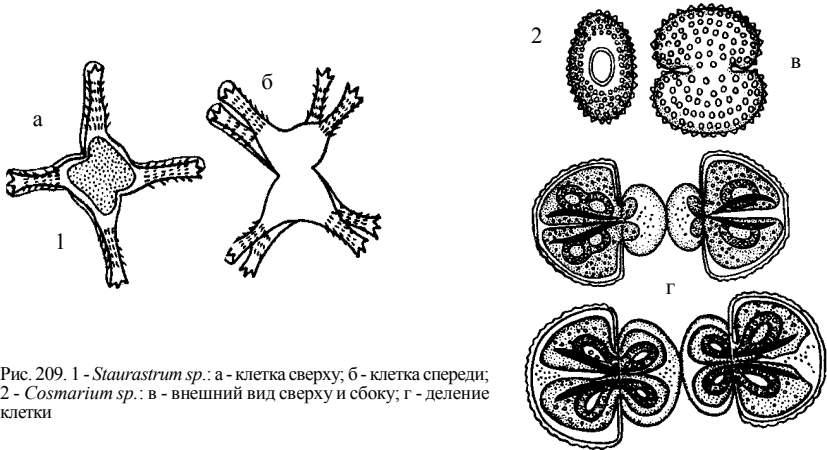


Рис. 209. 1 - *Staurastrum* sp.: а - клетка сверху; б - клетка спереди; 2 - *Cosmarium* sp.: в - внешний вид сверху и сбоку; г - деление клетки

и одеты слизистым чехлом. В большинстве случаев у нитчатых форм при конъюгации нить распадается на отдельные клетки.

Десмидиеподобные обитают в пресных водоёмах, обычно мелких и открытых. Огромное их разнообразие отмечено в сфагновых болотах. Большинство из них бентосные организмы, хотя встречаются и планктонные.

Эволюционно более примитивными являются Мезотениеподобные, от которых берут начало две линии развития: одна к Гонатозигоподобным и Зигнемоподобным, другая - к Десмидиеподобным. В первой линии прослеживается тенденция формирования из одноклеточного нитчатого таллома. Самыми примитивными среди Десмидиеподобных являются представители, характеризующиеся цилиндрической, радиально симметричной клеткой, без срединной перетяжки. Эволюция шла по пути появления трёх плоскостей симметрии и перетяжки, образованию различных скульптурных выростов оболочки, совершенствованию

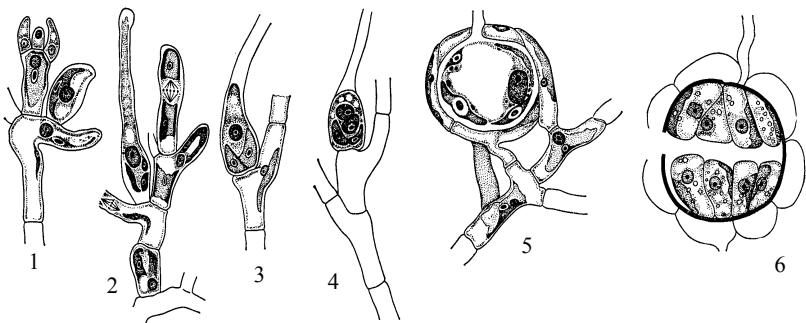


Рис. 210. *Coleochaete* sp. 1 - начальная стадия развития антеридия и оогония; 2-3 - зрелый оогоний; 4 - оогоний после оплодотворения; 5 - образование обвёртки вокруг оплодотворённого оогония; 6 - прорастающая ооспора

порового аппарата, структуры и разнообразия хроматофоров. До настоящего времени систематика Десмидиеподобных окончательно не разработана, существуют искусственные полиморфные роды, например, Космариум (*Cosmarium sp.*, рис. 209,2) - около 2000 видов и Стаураструм (*Staurostrum sp.*, рис. 209,1) - около 1500 видов.

КЛАСС КОЛЕОХЕТОВИДНЫЕ - *COLEOCHAETOPSIDA*

Монотипный таксон, содержащий один одноимённый порядок. Таллом представлен ветвящимися нитями, клетки соединены плазмодесмами. Нити могут заканчиваться бесцветными волосками, длина которых может превышать диаметр клеток в 100 раз. Подвижные клетки покрыты чешуйками. Митоз открытый, с центриолями. Цитокинез с фрагмопластом. Половой процесс оогамный.

Эта группа имеет много общих признаков с высшими растениями, на что указывают: сравнение последовательности генов; асимметричные подвижные клетки, покрытые чешуйками; микротрубочковые корешки, один широкий из многочисленных микротрубочек, другой узкий из трёх микротрубочек; многослойная структура; фрагмопласт.

Род Колеохете (*Coleochaete sp.*, рис. 210) имеет таллом в виде плоского псевдопаренхиматозного диска, сформированного ветвящимися нитями. Бесполое размножение осуществляется двужутиковыми зооспорами, образующимися по одной в клетке. Половой процесс - оогамия. Антеридии развиваются на концах ветвей и содержат по одному сперматозоиду. Оогоний формируются из одноклеточных ветвей. Нижняя утолщенная часть такой ветви становится оогонием, а вытянутая верхняя часть - трихоиной. Зигота после оплодотворения остается в оогонии, образует толстую оболочку и увеличивается в размерах. Одновременно соседние нити дают выросты в ее сторону и образуют вокруг псевдопаренхиматическую кору. Возникшее образование иногда

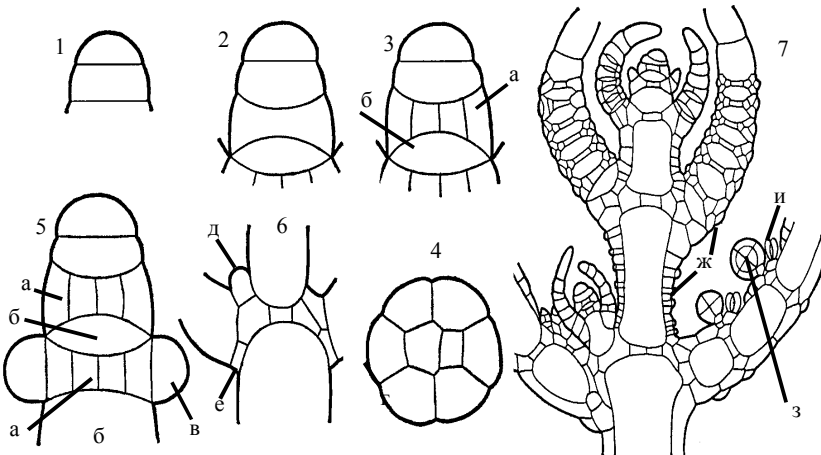


Рис. 211. Схема строения конуса нарастания и таллома Хары: 1 - двухклеточная стадия; 2 - четырёхклеточная стадия; 3 - начало формирования стеблевого узла и междоузлия; 4 - узел в поперечном разрезе; 5 - начальная стадия образования листьев из периферических клеток узла; 6 - стеблевой узел и листовые базальные узлы; 7 - часть стебля с четырьмя мутовками (а - узел; б - междоузлие; в - начальные листовые бугорки; г - базальный листовой узел; д - начальный бугорок боковой ветви стебля; е - клетки, образующие прилистники; ж - клетки стеблевой и листовой коры; з - антеридии; и - оогонии)

называют спермокарпом. После периода покоя в зиготе происходит мейотическое деление ядра и содержимое делится на 8-32 клетки. В каждой из них образуется по одной двужгутиковой зооспоре, дающей начало новому слоевищу. Клетки таллома всегда гаплоидны, диплоидна только зигота.

Такой цикл развития представляет большой интерес с точки зрения эволюции этого процесса, поскольку происходит образование примитивного дибионта - на гаплоидных гаметофитах развиваются диплоидные спорофиты, в которых происходит мейоз.

Колеохете встречается эпифитно на поверхности различных субстратов в пресных водоёмах. Есть эндофитные виды, обитающие внутри оболочек клеток некоторых Харовых водорослей.

КЛАСС ХАРОВИДНЫЕ - *CHAROPSIDA*

Насчитывает около 300 видов, распространённых по всему земному шару в пресноводных водоёмах, особенно с жёсткой известковой водой. Отличительной особенностью является таллом, имеющий усложнённое

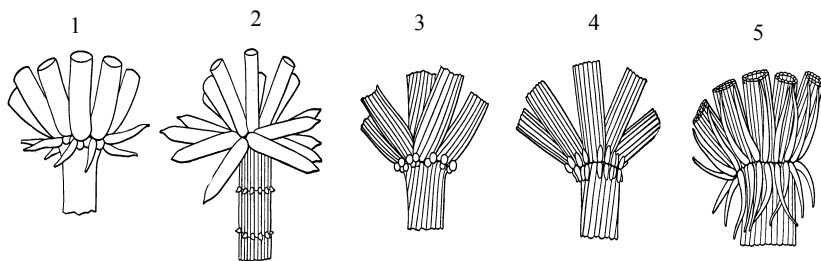


Рис. 212. Прилистники разных видов Хары: 1 - однократный однорядный венчик *Chara braunii*; 2 - двукратный однорядный венчик *Ch. gymnopitis*; 3-5 - двукратные двурядные венчики *Ch. fragilis*, *Ch. vulgaris* и *Ch. hispida*

гетеротрихальное строение, переходное к тканевому.

Внешне таллом похож на побеги хвощей, состоит из узлов и междоузлий. Высота растений от 20 см до 1 метра, прикрепление к субстрату при помощи ризоидов. Вертикальные части таллома условно называют "стеблями", отчленивающиеся от них боковые части - "листьями".

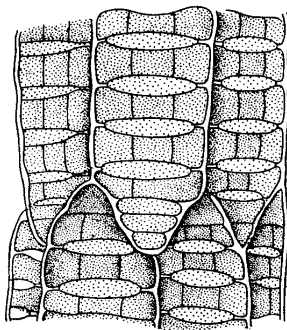
Таллом Харовидных обладает верхушечным ростом. Самая верхняя клетка имеет плоско-выпуклую форму, делящуюся всегда поперечной перегородкой на две клетки, из которых верхняя остаётся плоско-выпуклой, а нижняя становится цилиндрической. При следующем делении этих двух клеток горизонтальными перегородками возникает комплекс из четырёх клеток, расположенных друг за другом - конус нарастания, две нижние клетки которого имеют разную форму - двояковыпуклую, которая формирует узел, и двояковыпуклую, образующую междоузлие. Деление узловой клетки происходит вертикальными перегородками, при этом образуются две клетки в центре и несколько клеток по периферии. В дальнейшем центральные клетки уже не делятся, а периферические дают начало листьям, боковым побегам, прилистникам и коре. Клетка междоузлия не делится, а растёт за счёт увеличения размеров и становится многоядерной (рис. 211).

Из каждой периферической клетки узла возникает по одному листу,

Рис. 213. Линия смыкания однополосной коры

растущих так же, как и стебель, состоящих из узлов и междоузлий, лишь один или несколько конечных сегментов лишены узлов. Из периферических клеток узлов листьев образуются органы полового размножения - оогонии и антеридии. Базальный узел листа выполняет несколько функций - формирует боковые ветви, прилистники и кору.

Прилистники образуют венчик при основании листьев и возникают из двух боковых клеток базального узла каждого листа. В зависимости от количества делений этих клеток могут возникать разные варианты строения прилистников. Если делению подвергается только одна из этих двух клеток, а деление второй клетки подавлено, то на каждый лист образуется по одному прилистнику и возникает однократный венчик. Если развиваются обе клетки, венчик становится двукратным. Чаще всего наблюдается двукратный двурядный венчик, когда каждая начальная клетка делится дважды и развивается ещё второй нижний ряд прилистников (рис. 212).



Кора стебля построена из полос клеток, расположенных параллельными рядами вдоль междоузлия. Эти полосы бывают двух типов - первичные и вторичные. Количество первичных полос соответствует количеству листьев в мутовке. От основания каждого листа отходит две первичные коровые полосы: одна вниз по стеблю, другая - вверх. Они образуются из двух периферических клеток базального листового узла. Каждая полоса растёт так же, как и стебель или лист, и состоит из узлов и междоузлий. В середине междоузлия растущие навстречу друг другу полосы смыкаются и их рост заканчивается, в этом месте хорошо видна волнистая линия смыкания (рис. 213). Такая кора, образованная из первичных полос, называется однополосной и встречается у небольшого количества видов. Из клеток узлов коры, делящихся параллельно стеблю, возникают заострённые клетки - шипы

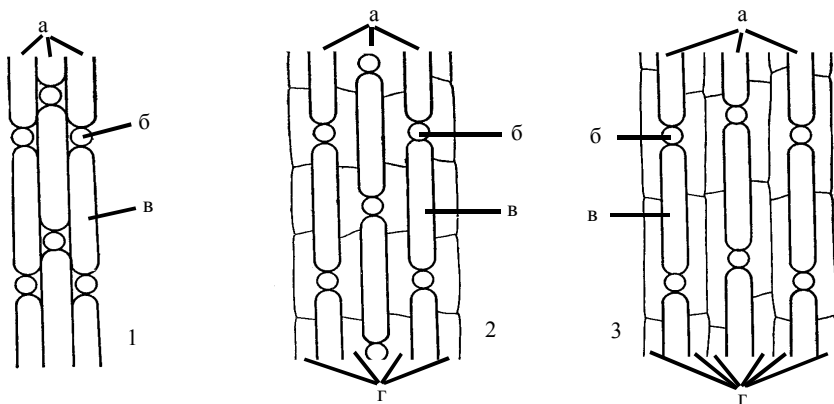


Рис. 214. Схема строения основных типов стеблевой коры у видов рода Хара: 1 - однополосная кора; 2 - двухполосная кора; 3 - трёхполосная кора (а - первичные коровые полосы; б - их узлы; в - их междоузлия; г - вторичные коровые полосы)

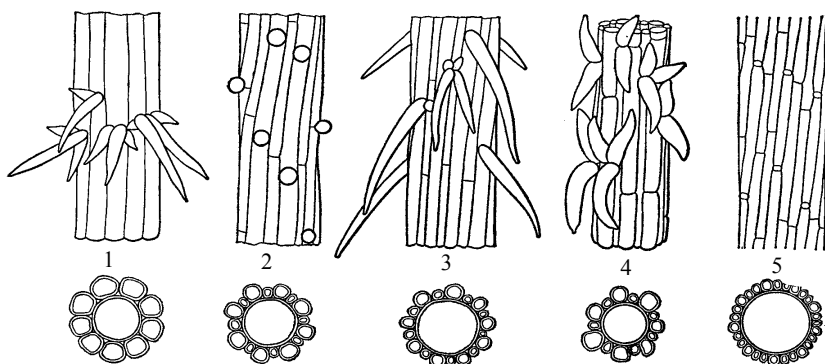
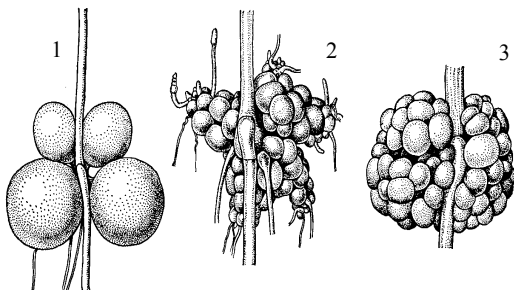


Рис. 215. Участки стебля видов рода *Chara* с разной корой и шипами: 1 - однополосная кора *Ch. canescens*; 2-4 - двухполосная кора *Ch. contraria*, *Ch. aculeolata* и *Ch. rudis*; 5 - трёхполосная кора *Ch. fragilis*

(рис. 215). При боковом делении клеток узла образуется две клетки, составляющие вместе с узловой клеткой фигуру в виде буквы Н. Они в процессе разрастания по стеблю смыкаются друг с другом и также слагаются во вторичные коровые полосы, при этом образуется двухполосная кора. Трёхполосная кора образуется, когда вторичные коровые клетки по длине равны клеткам междуузлий первичных коровых полос. Сходным образом образуется кора и на листьях, но здесь строение коровых полос упрощено, они состоят из двух одинаковых клеток, выросших из соседних узлов и встретившихся посередине листового междуузлия (рис. 214).

Клетки одеты целлюлозной оболочкой, в наружном слое которой отлагается карбонат кальция. В постенной цитоплазме находятся многочисленные хроматофоры, лишённые пиреноидов. В удлинённых клетках междуузлий хроматофоры располагаются продольными рядами в наружном слое цитоплазмы. Центральная часть клетки занята большой вакуолью.

Нижняя часть таллома, погружённая в грунт, представлена ризоидами, которые не только закрепляют растение в субстрате, но и участвуют в вегетативном размножении. Узлы на участках ризоидов, вышедших на поверхность, образуют новые вертикальные "побеги". Кроме того, на ризоидах и на нижних частях стебля, погружённых в грунт, формируются клубеньки - органы вегетативного размножения. Они бывают одноклеточными и многоклеточными, содержат питательные вещества и узловые клетки, из них формируются новые растения (рис. 216).



Антеридии и оогонии образуются в узлах листьев. При образовании антеридия исходная клетка делится на две, из наружной

Рис. 216. Клубеньки Хары: 1 - одноклеточные; 2-3 - многоклеточные

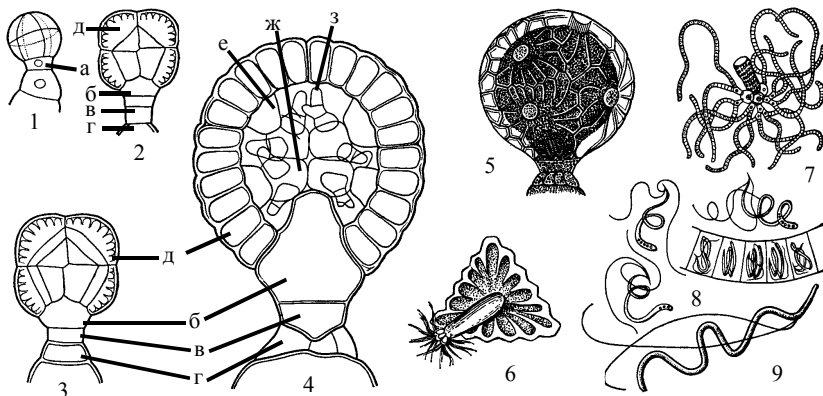


Рис. 217. Развитие и строение антеридия: 1 - начальная восьмиклеточная стадия; 2 - обособление восьми щитковых клеток; 3 - обособление клеток рукояток и головок; 4 - поздняя стадия с дифференцированной внутренней частью; 5 - зрелый антеридий; 6 - щиток с рукояткой и сперматогенными нитями; 7 - нижняя часть рукоятки с головками и сперматогенными нитями; 8 - сперматогенная нить; 9 - сперматозоид (а - исходная клетка основания; б - внутренняя базальная бутылковидная клетка; в - наружная базальная клетка; г - клетки листового узла; д - щитки; е - рукоятки; ж - головки; з - сперматогенные нити)

образуется собственно антеридий, а из внутренней его ножка. Верхняя клетка быстро делится в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях и образуется шаровидная структура из восьми клеток, при дальнейшем делении которой обособляются восемь наружных клеток, которые дальше не делятся и восемь внутренних, делящихся ещё раз продольной перегородкой. Таким образом зачаток антеридия состоит из трёх восьмиклеточных слоёв. Клетка основания делится горизонтальной перегородкой на две, верхняя из которых впоследствии вдаётся внутрь антеридия и образует его ножку. Она называется бутылковидной клеткой. Восемь покровных клеток образуют так называемые щитки треугольной или четырёхугольной формы с характерными лучистыми утолщениями

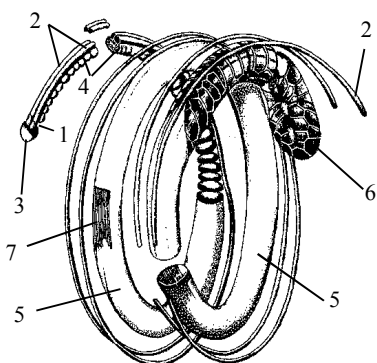


Рис. 218. Строение сперматозоида *Chara* sp.: 1 - базальное тело; 2 - жгутики; 3 - передний конец; 4 - митохондрия; 5 - хроматофор; 6 - ядро; 7 - микротрубочка

оболочки, смыкающиеся своими зазубренными краями. Прилегающие к ним внутренние клетки среднего слоя вытягиваются и образуют рукоятки, на концах которых из внутреннего слоя образуется восемь головок. Каждая головка формирует 6 вторичных головок, из которых развиваются по 4 сперматогенные нити, состоящие из примерно 200 расположенных в один ряд клеток, формирующих по одному сперматозоиду. Таким образом, в антеридии формируется до 40 000 сперматозоидов. Зрелые антеридии окрашены в кирпично-красный цвет и имеют вид шарика диаметром до 0,5 мм на короткой ножке, покрытого щитками, на каждом из которых заметны радиальные утолщения

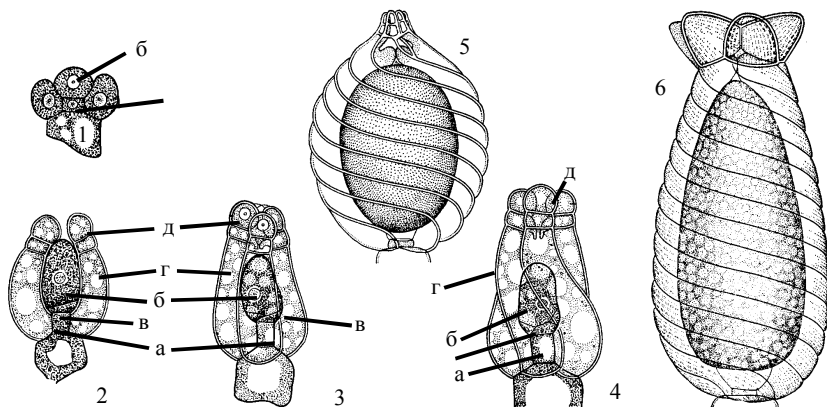


Рис. 219. Развитие и строение оогония: 1 - начальная стадия; 2-4 - стадии формирования яйцеклетки и обволакивающих клеток; 5 - зрелый оогоний Нителлы; 6 - зрелый оогоний Хары (а - клетка листового узла; б - яйцеклетка; в - поворотные клетки; г - обволакивающие клетки; д - клетки коронки)

оболочки и в центре округлое основание рукоятки (рис. 217). Сперматозоид свёрнут в спираль из 2,5 оборотов. Он освобождается через пору в оболочке клетки. В теле сперматозоида выделяются три части: четверть клетки приходится на область головки, где чехол из микротрубочек покрывает митохондрию; половина клетки приходится на среднюю часть, где микротрубочки расположены вокруг ядра; в последней четверти клетки микротрубочки покрывают хроматофор (рис. 218). Жгутики покрыты чешуйками, формирующимися в аппарате Гольджи.

Оогонии формируются также из клетки узла листа. Исходная клетка делится пополам, отчленяя верхнюю центральную клетку, а вбок вокруг себя пять обволакивающих клеток. Центральная клетка делится один или два раза, в результате возникают неравновеликие клетки: крупная клетка, развивающаяся в дальнейшем в яйцеклетку, и одна-три мелкие стерильные клетки, получившие название поворотных, так как, возникнув сбоку или сверху от яйцеклетки, они постепенно перемещаются к её основанию. Эти клетки являются остатками собственно гаметангия. Одновременно с этим пять боковых клеток разрастаются вокруг яйцеклетки вверх по спирали справа налево и полностью обволакивают её. На вершине каждая из них отчленяет одну или две мелкие клетки, формирующие коронку. Зрелые оогонии имеют эллипсоидную или яйцевидную форму, до 1 мм длины (рис. 219). Под коронкой, клетки которой

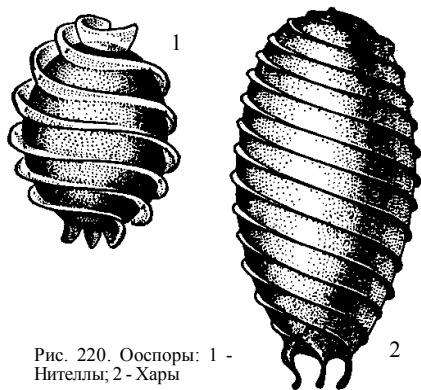


Рис. 220. Ооспоры: 1 - Нителлы; 2 - Хары

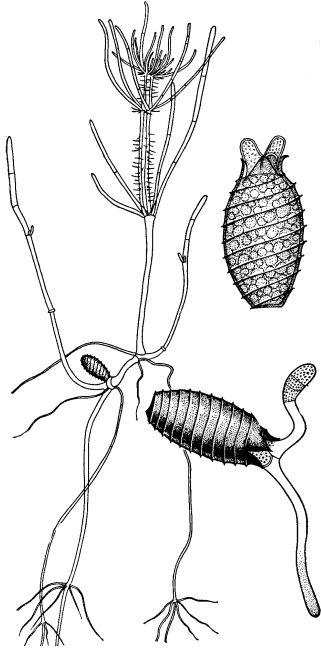


Рис. 221. Прорастание ооспоры и формирование молодого растения *Chara canescens*

плотно соединены, нити слегка разъединяются и образуется щель, через которую проникает сперматозоид.

После оплодотворения вокруг оплодотворённой яйцеклетки формируется плотная целлюлозная оболочка. Внутренние стенки обволакивающих клеток утолщаются, опробковевают, в них откладывается кремнезём, а в полости клеток ещё и известь. Таким образом, вокруг зиготы формируется твёрдая оболочка и образуется ооспора, переходящая в состояние покоя. На поверхности ооспоры находятся спиралевидные рёбра, образованные выступающими швами в местах соприкосновения обволакивающих клеток (рис. 220). После периода покоя диплоидное ядро зиготы редукционно делится, четыре гаплоидных ядра распределяются неравномерно. Внутри ооспоры появляется перегородка, делящая её на

две неравные части: верхняя клетка получает одно гаплоидное ядро, нижняя, богатая питательными веществами - три, которые затем дегенерируют. Стенка ооспоры на верхушке разрывается, верхняя клетка продольно делится и обе клетки прорастают наружу. Они растут в противоположных направлениях, образуется первый ризоид и вертикальная нить - предросток (протонема), из которого затем развивается весь таллом (рис. 221).

Харовидные весьма многообразны в ископаемом состоянии, все современные формы входят в один класс, представленный одним порядком - Хароподобные (*Charales*), включающим два семейства.

Порядок Хароподобные - *Charales*

Характеристика порядка совпадает с характеристикой класса. Отличительные особенности имеют представители семейств. Семейство Нителловые - *Nitellaceae* - отличается простым устройством таллома: коры и прилистников не образуется, листья имеют членисто-вильчатое строение, оогонии округлые или эллиптические, коронка состоит из 10 клеток, расположенных в два яруса.

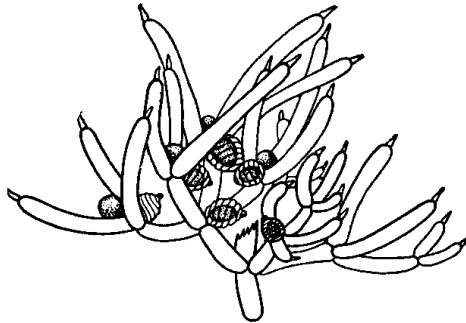


Рис. 222. Лист *Nitella mucronata* с оогониями и антеридиями

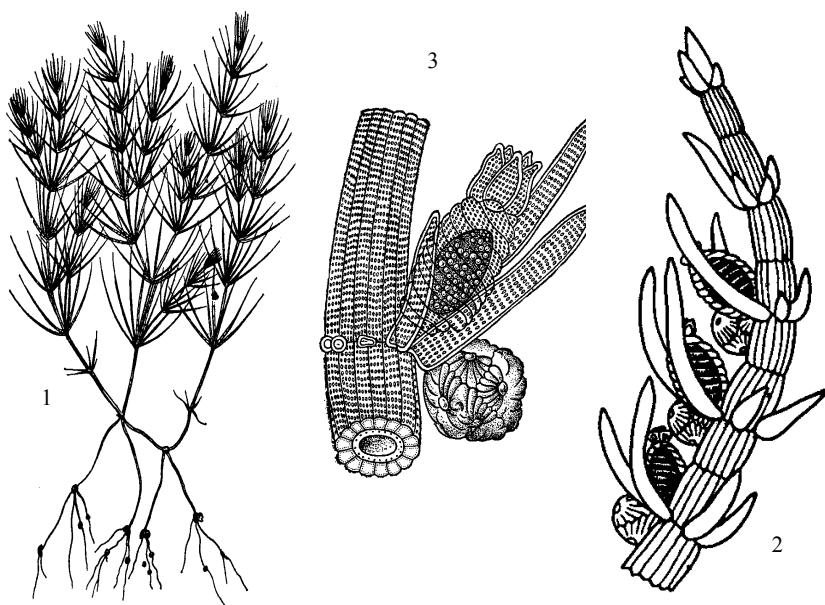


Рис. 223. *Chara sp.*: 1 - внешний вид; 2 - лист с оогониями, антеридиями и листочками; 3 - узел листа с оогонием, антеридием и листочками

Типичным родом является Нителла (*Nitella mucronata*, рис. 222), виды которого имеют листья правильно однократно или многократно вильчатые. Антеридии образуются на вершине члеников в развилках листа, оогонии - сбоку. Семейство Харовые - *Characeae* - характеризуется талломом с корой и прилистниками, реже кора отсутствует. Листья членисто-линейного строения, с основной частью члеников и пучками одноклеточных листочков в узлах. Оогонии яйцевидные, с коронкой из 5 клеток, расположенных в один ярус. Самым крупным родом является Хара (*Chara sp.*, рис. 223), виды которого распространены в пресных и солоноватых водоёмах. Прилистники хорошо развиты, в однорядном или двурядном венчике. Стебли и листья покрыты корой. Листья состоят из большого числа члеников, листочки расположены по 4 и более в каждом листовом узле. Растения однодомные и двудомные, у однодомных видов оогонии располагаются выше антеридиев.

Charophyta являются древними растениями, ископаемые остатки которых известны с силура, а наибольшее количество сохранилось в девонских отложениях. Эта группа считается предковой для высших растений. Такой вывод сделан на основании ультраструктурных, биохимических и молекулярных доказательств. На родство указывают такие ультраструктурные особенности, как розеточный комплекс для синтеза целлюлозы клеточной стенки; многоклеточный и тканевой талломы; фрагмопласт в цитокинезе; наличие плазмодесм, осуществляющих взаимодействие между клетками, гомологичных с плазмодесмами высших растений; наличие меристематических апикальных клеток; сложно ветвящиеся талломы (веретено деления способно менять свой угол); способность образовывать ткани в отдельных участках таллома за счёт деления клеток в нескольких

направлениях (в отличие от высших растений образование тканей не связано с верхушечной меристемой); специализацией клеток внутри многоклеточного таллома и др. Филогенетический анализ, проведённый на сравнении нуклеотидных последовательностей различных рибосомальных, хроматофорных и ядерных генов, также устанавливает тесные связи с высшими растениями.

Харообразные представляют собой одну из ветвей *Chlorophyta* s.l. (рис. 224), внутри которой выделяются две группы: наиболее примитивные классы Мезостигмовидные, Хлорокибовидные, Клебсормидиевидные и Зигнемовидные с одной стороны, и Колеохетовидные и Харовидные с другой, наиболее близкие к высшим растениям.

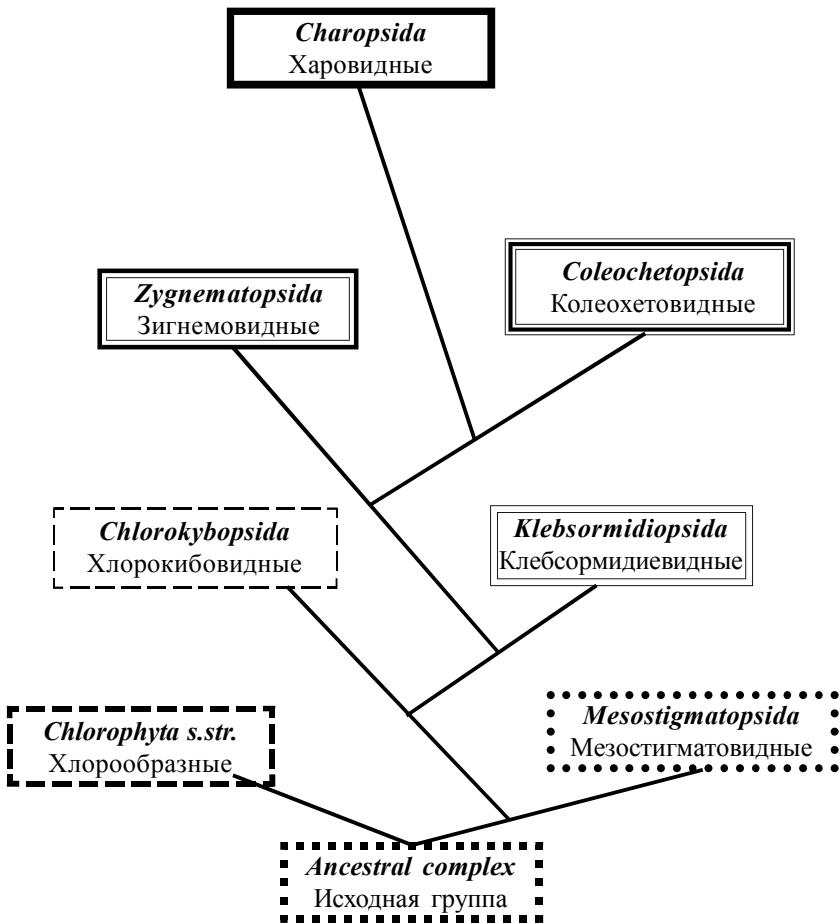


Рис. 224. Схема филогенетического положения Харообразных - *Charophyta* в составе *Chlorophyta* s.l.

ОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ - *BRYOPHYTA*

Мохообразные являются представителями особой эволюционной линии высших растений, в цикле развития которой преобладает гаметофит. Это в подавляющем большинстве многолетние растения размерами от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров. Наиболее крупные размеры (до 60 см длины) имеют водные мхи рода *Fontinalis*, а также эпифитные мхи.

Гаметофит Мохообразных отличается простотой внутренней организации. В зависимости от систематической принадлежности он может быть пластинчатым или листостебельным, обоеполым или раздельнополым. У наиболее примитивных мхов он дифференцирован на основную и ассимиляционную ткани. У листостебельных форм имеются проводящие, запасающие, механические и покровные ткани, которые развиты слабо и не во всех систематических группах. Особенность анатомического строения гаметофитов заключается в том, что эпидермис не имеет кутикулы и типичных устьиц, а в проводящей системе отсутствуют ситовидные клетки и трахеиды (отсюда название - бессосудистые растения). У мхов, по существу, нет сложно устроенных вегетативных органов, а их стебли и листья можно называть таковыми лишь условно. Всасывающими структурами являются ризоиды. Гаметофит кроме функции размножения выполняет вегетативные функции - фотосинтеза, водоснабжения, минерального питания, вегетативного размножения. На нём формируются генеративные органы - архегонии и антеридии, располагающиеся на ножках. Архегонии возникают или из точки роста, или из соседних с ней клеток, обычно защищены различными покровными образованиями от высыхания. Защищены также и антеридии. Оплодотворение происходит при наличии воды.

Из зиготы вырастает спорофит, называемый у мхов спорогоном. Он крайне редуцирован, не имеет корня, стебля, листьев, превращен в орган спороношения, у разных систематических групп имеет разное строение. Спорогон состоит из двух частей - коробочки и стопы. Стопа погружена в ткань гаметофита и выполняет функцию питания спорофита, она поглощает воду и питательные вещества, поставляемые гаметофитом. В коробочке формируются спорогенная ткань, из которой путём мейоза образуются гаплоидные споры. У многих Мохообразных между коробочкой и стопой в результате интеркалярного роста развивается ножка, выносящая коробочку наружу, что способствует лучшему рассеиванию спор.

Из споры, попавшей в благоприятные условия, прорастает протонема - нитчатое или пластинчатое образование, существование которой целиком зависит от условий среды. Она часто подразделяется на хлоронему - зелёную фотосинтезирующую часть, и ризонему - подземную бесцветную часть. У разных систематических групп протонема либо постепенно превращается в гаметофит, либо на ней формируются почки, каждая из которых вырастает в гаметофит. У некоторых мхов стадия протонемы является основной в цикле развития, а гаметофит редуцируется. Главная роль протонемы у многих мхов - это массовое образование гаметофитов, ведущее к созданию моховой дерновинки.

Таким образом, организм Мохообразных в определённые периоды развития является дибрионтом, представляющим собой многофункциональный гаметофит и редуцированный до органа

спороншения спорофит.

Мохообразные, кроме того, характеризуются рядом примитивных физиологических особенностей. Это, прежде всего, низкопродуктивный фотосинтез (в 40-50 раз ниже продуктивности Покрытосеменных), что объясняется общей низкой продуктивностью обмена веществ, а именно, низкой активностью ферментов, а также мелкими хлоропластами, которые в 5-10 раз беднее хлорофиллом по сравнению с цветковыми растениями. С другой стороны, фотосинтез мхов обладает рядом специфических особенностей, связанных с условиями произрастания. Он может протекать при низкой освещённости, составляющей 4% от полной. Существенной особенностью фотосинтеза является возможность быстрой перестройки ферментов в зависимости от изменения спектрального состава света. Так некоторые виды тундровых мхов способны фотосинтезировать под снегом на глубине до 20 см при температуре -14° С.

Водный режим Мохообразных относится к пойкилогидрическому типу, для которого характерна способность поглощать воду за счёт капиллярности, гигроскопичности, набухания. К числу примитивных особенностей относится также способность при неблагоприятных условиях переходить в состояние анабиоза, при котором практически прекращаются все обменные процессы, растения могут длительной период (десятилетиями) переносить экстремальные условия - дефицит влаги, высокие или отрицательные температуры. Многие мхи относятся к числу олиготрофных растений, способных произрастать на субстратах, бедных минеральными веществами, что также связано с пониженным обменом веществ.

Мохообразные по разнообразию занимают второе место среди высших растений после Покрытосеменных и насчитывают от 22000 до 27000 видов, широко распространённых по всему земному шару. Большинство из них являются обитателями тенистых лесов. Значительную роль они играют в формировании болот, доминируют в напочвенном покрове долгомошных и сфагновых лесов, тундровой зоны и влажных высокогорий.

Отдел включает два класса:

Класс Печёночниковидные - *Hepaticopsida*

Класс Бриевидные *Bryopsida*.

КЛАСС ПЕЧЁНОЧНИКОВИДНЫЕ - *HEPATICOPSIDA*

Отличается большим разнообразием внешнего вида и строения гаметофита, в то время как спорофит более или менее однотипен. У большинства печеночников протонема слабо развита и недолговечна. Гаметофит имеет слоевищную форму или листостебельную, но обычно дорзивентральный. В некоторых случаях у тропических видов гаметофит сложно дифференцирован на нижнюю стеблевидную часть и верхнюю листовидную, как у Гименофитума (*Hymenophyllum sp.*, рис. 225). На брюшной стороне имеются ризоиды, а у листостебельных форм - амфигастрии, отличающиеся от листьев размерами, формой и характером развития. Листья Печёночниковидных однослойны, состоят их однородных клеток. Ризоиды одноклеточные, хотя могут иметь разное строение. Спрогий характеризуется тем, что в коробочке споры развиваются непосредственно под стенкой, т.е. она функционально является спорангием, по созревании спор сгнивает или растрескивается и не имеет механизмов разбрасывания спор. Функцию разрыхления спор

выполняют особые клетки - элатеры, имеющие спиральные утолщения и обладающие гигроскопичностью, могут закручиваться или раскручиваться. У всех известных видов имеется микориза. Класс подразделяется на два подкласса - Маршанциеродные (*Marchantiidae*) и Юнгерманиеродные (*Jungermanniidae*).

Подкласс Маршанциеродные - *Marchantiidae*

Характеризуется дорзовентральным строением слоевища и однослойной коробочкой. Подкласс насчитывает 70 видов и включает три порядка: Сферокарпоподобные (*Sphaerocarpaceles*), Риччиеподобные (*Ricciales*) и Маршанцие-подобные (*Marchantiales*).

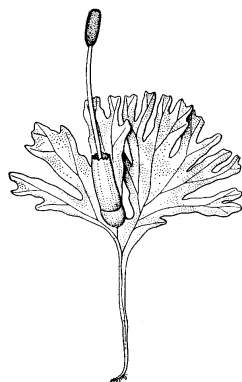


Рис. 225. *Hymenophyllum* sp.

Порядок Сферокарпоподобные - *Sphaerocarpaceles*

Слоевище гомогенное, без воздушных камер и устьиц. Ризоиды гладкие. Гаметангии одиночные, в специальных обёртках. Типичным представителем порядка является Сферокарпус (*Sphaerocarpus* sp., рис. 226), гаметофит которого имеет вид пластинки, состоящей из одинаковых клеток, в средней части образованной несколькими слоями, по краям однослойной. На нижней стороне слоевища находятся одноклеточные ризоиды, на верхней развиваются гаметангии, покрытые обёртками - перихециями. Гаметофиты раздельнополые. Спорофит - круглая коробочка со стопой, вместо элатер развиваются питательные клетки.

Порядок Риччиеподобные - *Ricciales*

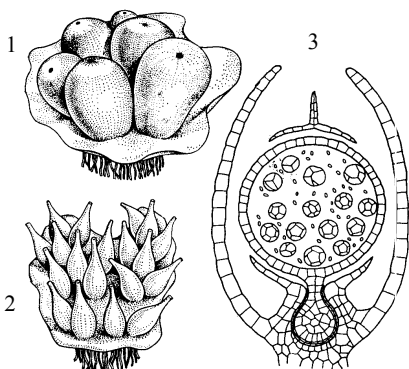


Рис. 226. *Sphaerocarpus* sp.: 1 - женский гаметофит; 2 - мужской гаметофит; 3 - разрез через спорогон и обёртку

Представители порядка имеют дихотомически ветвящийся таллом, дифференцированный на основную и ассимиляционную ткани, как у Риччии сизой (*Riccia glauca*, рис. 227). Снизу таллом покрыт одним слоем эпидермальных клеток, от которых отходят простые ризоиды. Основная ткань образована несколькими слоями тонких бесхлорофилльных клеток, в которых откладывается крахмал. Ассимиляционная ткань построена из однорядных столбиков паренхимных клеток с хлоропластами. Ассимиляционные нити заканчиваются бесцвет-

ными, более крупными клетками, закрывающими проход в воздушные каналы между столбиками и предохраняющими слоевище от высыхания. Антеридии и архегонии погружены в основную ткань. Спорогон - округлая коробочка, элатер не образуется. В основном это обитатели сырых почв, реке водоёмов, где плавают на поверхности воды.

Порядок Маршанциеподобные - *Marchantiales*

Для этого порядка характерно наиболее сложное строение таллома. Маршанция многообразная (*Marchantia polymorpha*, рис. 228) имеет

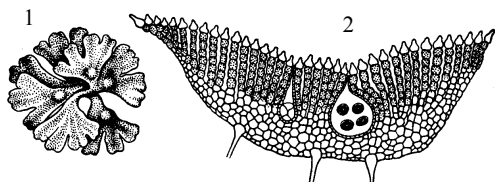


Рис. 227. *Riccia glauca*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез через слоевище со спорогониями

дихотомически ветвящееся слоевище со средней жилкой, дифференцированное на основную и ассимиляционную ткани. Основная ткань содержит т.н. масляные тельца, а также клетки и каналы, заполненные слизью. Ассимиляционная ткань

разделена на воздушные полости, со дна которых поднимаются нити-ассимиляторы, и покрыта сверху однослойным эпидермисом. Воздушные камеры наверху открываются бочонковидными устьицами, окаймлёнными 16 клетками, расположенными в четыре ряда. Устьице постоянно открыто и не способно регулировать диаметр отверстия. На нижней поверхности таллома имеется два типа ризоидов - простые с гладкими стенками и язычковые, которые на внутренних стенках образуют выросты, увеличивающие внутреннюю поверхность стенки ризоида. Здесь находятся и амфигастрии, служащие для прикрепления таллома. Вегетативное размножение осуществляется с помощью выводковых почек, которые формируются в выводковых корзиночках на верхней поверхности таллома. Гаметофиты раздельнополюе, на женском гаметофите формируется подставка на ножке с зонтиковидной верхней частью. Архегонии закладываются группами на морфологически верхней стороне многолучевого диска, но в результате неравномерного роста обеих сторон диска, перемещаются на нижнюю сторону. Каждый архегоний имеет покрывало - периантий, кроме того, вся группа архегониев покрыта общим покрывалом - перихецием (инволюкрумом). Мужская подставка в верхней дискообразной части несет многочисленные антеридии, погружённые в полости диска. Спорогон представлен округлой коробочкой со стопой, вскрывающейся по созреванию несколькими створками. Кроме спор в коробочке находятся элатеры. Они гигроскопичны, скручиваясь в сухую погоду и раскручиваясь в сырую, они разрыхляют споровую массу и способствуют равномерному рассеиванию спор из коробочки.

Подкласс Юнгерманиеродные - *Jungermanniiidae*

Наиболее многочисленная группа Печёночниковидных, насчитывающая до 6000 видов, распространённых в основном во влажных тропических и субтропических лесах. Характеризуется сложным морфологическим расчленением слоевища, имеющим дорсивентральную талломную или листостебельную форму. Подкласс включает три порядка: Метцгериеподобные (*Metzgeriales*), Гапломитриеподобные (*Haplomitriales*) и Юнгерманиеподобные (*Jungermanniales*).

Порядок Метцгериеподобные - *Metzgeriales*

Таллом слоевищной формы, гомогенный, дорсивентральный, с дифференцированным срединным ребром, иногда рассечённый на листовидные лопасти. Архегонии закладываются рядом с точкой роста,

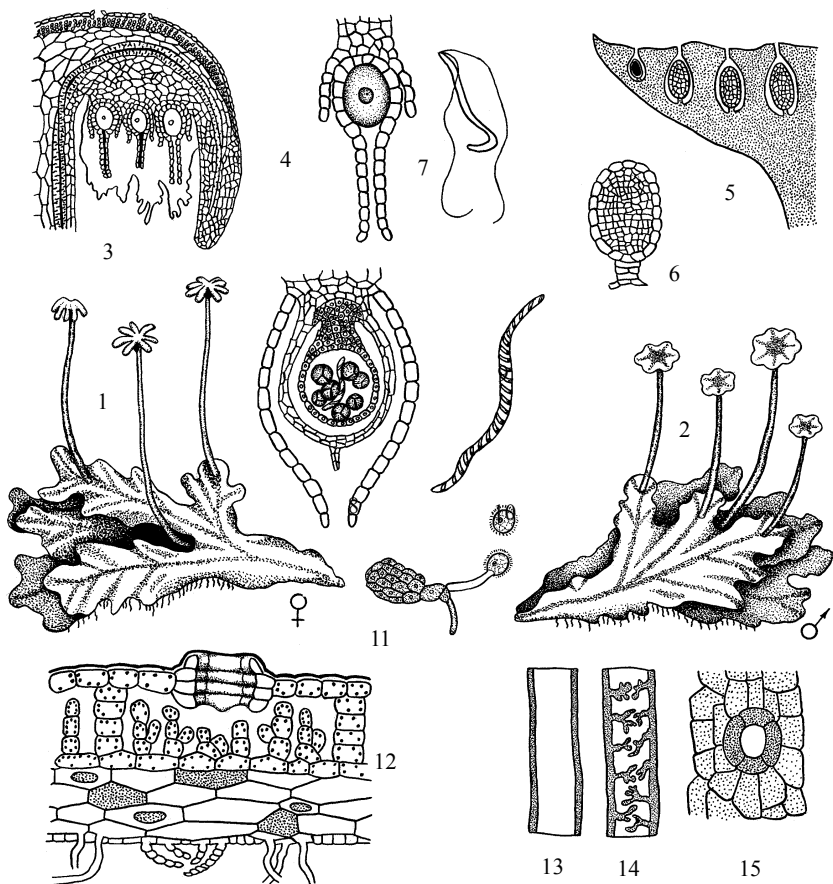


Рис. 228. *Marchantia polymorpha*: 1 - женский гаметофит; 2 - мужской гаметофит; 3 - верхняя часть женской подставки с архегониями; 4 - архегоний; 5 - верхняя часть мужской подставки с антеридиями; 6 - антеридий; 7 - сперматозоид; 8 - молодой спорогон; 9 - элатера; 10 - спора; 11 - молодая протонема; 12 - часть таллома в разрезе; 13 - простой ризоид; 14 - язычковый ризоид; 15 - устьице.

поэтому рост таллома не прекращается. Вокруг архегониев формируется защитное чашевидное образование - покрывало, либо они защищены загибающимися лопастями таллома или плотной розеткой листовидных выростов. Антеридии шаровидные, погружены в ткань таллома. Спорогон состоит из коробочки, длинной ножки и гаустория. Коробочка вскрывается створками, элатеры собраны в пучок (элатофор), прикрепляющийся в центре коробочки, или отходящий от концов створок. Порядок включает около 10 семейств.

Семейство Пеллиевые (*Pelliaceae*) характеризуется крупным дихотомически ветвящимся слоевищем с широкой многослойной средней частью, постепенно переходящей в однослойные, иногда лопастные края. Таллом покрыт верхним и нижним эпидермисом. Типичным представителем семейства является Пеллия эпифильная (*Pellia epiphylla*, рис. 229), широко распространённая по сырым лесам, оврагам,

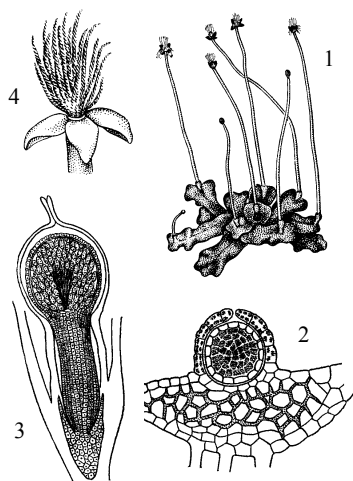


Рис. 229. *Pellia epiphylla*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез через слоевище с антеридием; 3 - молодой спорогон; 4 - раскрытая коробочка с пучком элатер

вдоль ручьёв. От клеток нижнего эпидермиса, не резко отграниченного от ткани таллома, отходят простые ризоиды. Антеридии располагаются вдоль средней жилки таллома и погружены в его ткань. Над антеридием эпидермис образует куполообразное возвышение с отверстием. Архегонии образуются в небольших углублениях вблизи точки роста. Молодой спорогон первоначально заключён в брюшке архегония, от которого остаётся колпачок у основания ножки зрелого спорогона. Элатеры прикрепляются к центру коробочки.

Семейство Метцгериевые (*Metzgeriaceae*) представлено видами, имеющими дихотомически ветвящееся слоевище с узкой однослойной пластинкой и многослойной средней жилкой. Гаметангии располагаются на специальных веточках с нижней стороны слоевища. Колпачок

мясистый, покрыт волосками. Пучки элатер прикрываются к верхушкам сворок коробочки. В семействе один род Метцгерия (*Metzgeria*, рис. 230), насчитывающий свыше 120 видов, распространённых преимущественно в тропиках.

Порядок Гапломитриепоподобные - *Haplomitriales*

Характерной особенностью является прямостоячие олиственные талломы с радиальной симметрией. Подземная часть имеет корневищеобразную форму и лишена ризоидов, что связано с сапрофитным образом жизни на гниющей древесине. Листья цельные, расположены трёхрядно. Антеридии и архегонии скучены по нескольку в пазухах верхних листьев или рассеяны вдоль стебля. После образования архегониев рост стебля прекращается, даже если точка роста не идёт на их образование. Порядок монотипный, включает одно семейство Гапломитриеые (*Haplomitriaceae*) с двумя родами.

Род Гапломитриум (*Haplomitrium* sp., рис. 231,1) представлен одним видом, обитающим на сырой почве верещатников Западной Европы. Двудомное растение, точка роста не идёт на образование архегония.

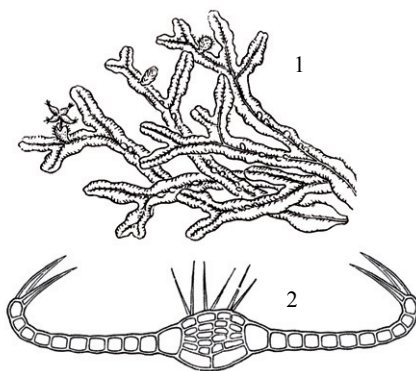


Рис. 230. *Metzgeria conjugata*: 1 - внешний вид таллома с раскрытой коробочкой; 2 - поперечный разрез таллома

Род Калобриум (*Calobrium sp.*, рис. 231,2) насчитывает 5 видов, распространённых в Восточной Азии, Новой Зеландии, Центральной и Южной Америке. Также двудомные растения, точка роста идёт на образование архегониев.

Порядок Юнгерманиеподобные - *Jungermanniales*

Гаметофит облиственный, обычно дорсивентральный, с двумя боковыми рядами листьев. Каждый лист развивается из двух клеток, расположенных около точки роста, поэтому в большинстве случаев листья двулопастные. Листья отличаются большим разнообразием. Их верхние лопасти выполняют функцию фотосинтеза и могут быть округлыми, яйцевидными, ланцетными, цельнокрайними или

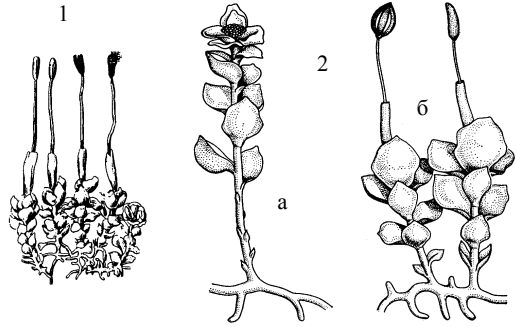


Рис. 231. 1 - *Haplomitrium sp.*; 2 - *Calobrium sp.* - а - мужской гаметофит, б - женский гаметофит

бахромчатыми, цельными или рассечёнными.

У скальных видов листья часто покрыты гигроскопическими волосками или рассечены на однорядные нитевидные доли, способные поглощать атмосферную влагу (рис. 232). В некоторых случаях обе доли листа складываются вдоль, создавая капиллярное пространство, заполненное водой. Нижние лопасти обычно выполняют функцию поглощения воды. Они могут разрастаться в виде мешочка, активно поглощающего влагу по принципу капиллярности (рис. 233). Иногда мешковидные вздутия прикрыты клапанами, препятствующими испарению воды. Таллом может ветвиться, боковые ветви возникают не в пазухах листьев, а под верхними лопастями вместо нижних лопастей. Амфигастррии формируются из одной клетки, часто редуцированы или отсутствуют.

Анатомическое строение таллома достаточно простое. Листья и амфигастррии однослойные, стебли состоят их паренхимных клеток, самые периферические из них имеют мелкие размеры и несколько утолщённые оболочки.

Представители порядка в основном двудомные растения. Антеридии образуются в пазухах боковых листьев, архегонии формируются из верхушечной клетки, что приводит к прекращению роста

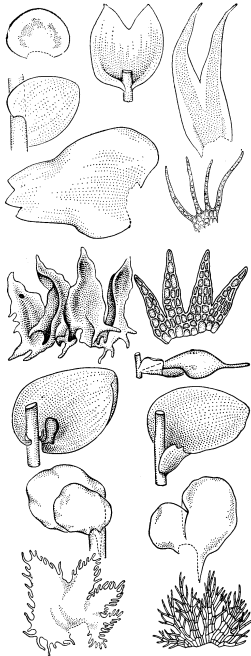


Рис. 232. Формы листьев у *Jungermanniales*

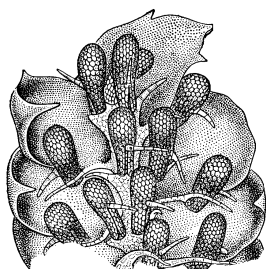


Рис. 233. Придатки листа для удержания воды

побега. Архегонии защищены особыми образованиями, формирующимися путём сращения верхних листьев - периантия (рис. 234). Спорогонии развиваются на концах побегов, и кроме периантисов, у некоторых видов покрыты особыми защитными структурами - марсупиями - многослойными замкнутыми образованиями (рис. 235,1), или целокаулами - однослойными замкнутыми образованиями (рис. 235,2). Коробочка открывается четырьмя створками, споровая масса разрыхляется элатерами. У некоторых видов гаусторий сильно разрастается, прорывает ткань таллома и внедряется в почву. На нём формируются ризоиды, и спорофит переходит к самостоятельному кратковременному минеральному питанию.

Порядок насчитывает свыше 40 семейств, включающих около 5000 видов. Это самый крупный и наиболее полиморфный порядок класса *Hepaticopsida*.

Семейство Радуовые (*Radulaceae*) представлено одним родом Радула (*Radula sp.*, рис. 236), насчитывающим около 250 эпифитных или эпифильных видов, распространённых в тропиках.

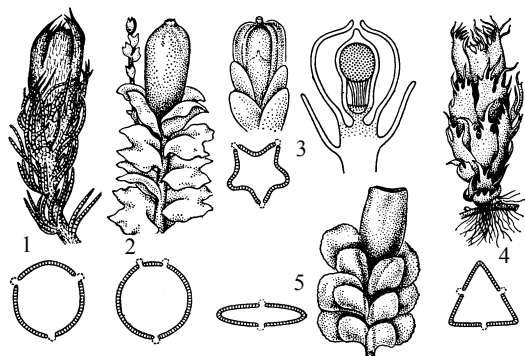


Рис. 234. Различные типы периантисов и их схематические разрезы: 1 - Блефаростома; 2 - Лейоколея; 3 - Леженя; 4 - Лепидозия; 5 - Скапаниа

Таллом перистоветвистый, прижатый к субстрату. Листья цельнокрайние, лопатные, верхняя лопасть крупная, округлая, нижняя - мелкая ромбическая или трапецевидная, прижата к верхней. Амфигастрий нет, растения однодомные. Верхушечные листья срастаются вокруг группы архегониев, образуя колпакообразное покрывало - перихеций. Антеридии на ножках, находятся несколько ниже архегониев. Зрелый спорогон состоит из коробочки, ножки и гаустория. Ко времени созревания спор ножка разрастается и выносит коробочку за пределы перихеция. Коробочка раскрывается четырьмя створками.

Семейство Калипогеевые (*Calypogeiaceae*) характеризуется низбегающими цельнокрайними листьями с заострённой верхушкой и

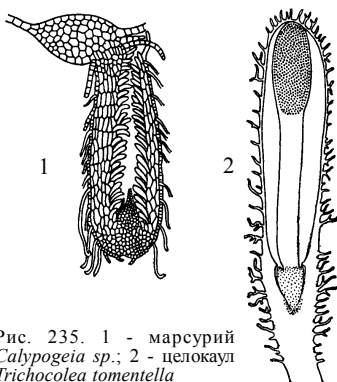


Рис. 235. 1 - марсурий *Calypogeia sp.*; 2 - целокаул *Trichocolea tomentella*

особым образованием - марсупием. Он закладывается на короткой боковой веточке, на которой ниже расположения архегония имеется интеркалярная меристематическая зона, образующая после оплодотворения чашеобразное вместилище, покрытое снаружи ризоидами, а внутри - слизистыми сосочками. Это вместилище удлиняется, становится трубчатым и на его дно опускаются архегонии. После оплодотворения развивается зародыш, который глубоко внедряется в меристематическую ткань марсупия.

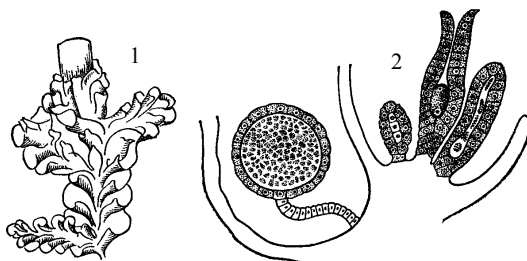


Рис. 236. *Radula* sp.: 1 - внешний вид таллома с периантием; 2 - антеридий и архегонии

Самым крупным родом является Калипогея (*Calipogeia*, рис. 235,1), насчитывающим 90 видов, распространённых почти по всему земному шару.

У других представителей семейства формируется целокаул, когда развивающийся зародыш спорофита проникает в булавовидную вздувшуюся верхушку стебля, которая образует однослойное защитное образование, как у Трихоколеи (*Trichocolea tomentella*, рис. 235,2).

КЛАСС БРИЕВИДНЫЕ - *BRYOPSIDA* (ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ)

Самый многочисленный по количеству видов класс с широким распространением, высокой жизненной устойчивостью и большой фитоценотической ролью в растительном покрове Земли. Представители класса характеризуются листостебельными гаметофитами и радиальной симметрией. Им присуща групповая форма роста, благодаря чему создаются на больших площадях покровы различной мощности. Стебель имеет два типа роста - вертикальный (ортотропный) и горизонтальный (плагиотропный). В первом случае гаметангии образуются на верхушке стебля, и после оплодотворения рост стебля прекращается (верхоплодные, или акрокарпные мхи), во втором - на боковых побегах, и рост стебля после оплодотворения продолжается (бокоплодные, или плеврокарпные мхи). Всасывающие органы - многоклеточные ризоиды, развивающиеся на стеблях и листьях, часто обильно ветвящиеся и образующие шнуrowидные тяжи. Коробочка имеет сложное строение, открывается крышечкой или щелями, элатер не образуется.

Класс насчитывает более 14500 видов и делится на три подкласса (которые в некоторых системах выделяются как самостоятельные классы): Сфагнородные (*Sphagnidae*), Андрееродные (*Andreaeaidae*) и Бриеродные (*Bryidae*).

Подкласс Сфагнородные - *Sphagnidae*

Монотипный подкласс, представленный одним порядком Сфагноподобные (*Sphagnales*), включающим один род Сфагнум (*Sphagnum*, рис. 239), насчитывающим свыше 300 видов, особенно широко распространённых в умеренной зоне Северного полушария, где

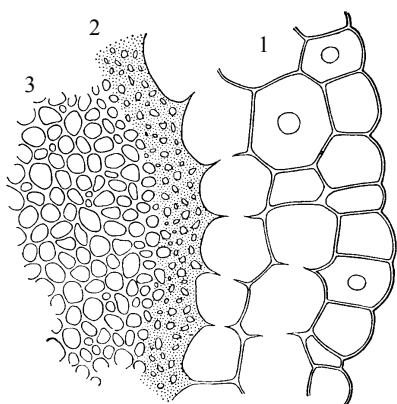


Рис. 237. Часть поперечного среза стебля *Sphagnum squarrosum*: 1 - гиалодерма; 2 - кора; 3 - сердцевина

формируют обширные сфагновые болота. Стебель без ризоидов, состоит из гиалодермы, склеродермы и сердцевины, без центрального пучка (рис. 237). Листья однослойные, состоят из двух типов клеток - фотосинтезирующих и гиалиновых. Молодые листья, находящиеся в почке, состоят из однородных зелёных клеток ромбовидной формы. По мере развития листа эти клетки дифференцируются на два типа: одна из клеток начинает увеличиваться в размерах, а четыре прилегающие к ней - удлиняться. В центральной крупной клетке происходит исчезновение хлоропластов и

отложение во вторичной оболочке коллоидного вещества - гиалина. На последнем этапе формирования этой клетки в оболочке появляются сквозные круглые отверстия - поры, после чего клетка отмирает и заполняется воздухом. Через капиллярные отверстия клетка способна впитывать воду, а гиалин, обладающий способностью набухать, прочно её удерживает. Примыкающие к гиалиновым клеткам узкие живые клетки становятся фотосинтезирующими, по мере их формирования количество хлоропластов в них увеличивается и они становятся зелёными. Но воздух, заполняющий гиалиновые клетки, придаёт им белый цвет, который маскирует зелёный цвет живых клеток, поэтому эти мхи называют белыми мхами (рис. 238). Из таких же гиалиновых клеток состоит и гиалодерма, покрывающая стебель, но она многослойна, в отличие от листа.

Механическая ткань стебля представлена древесинным цилиндром, состоящим из прозенхимных клеток с сильно утолщёнными стенками. Эта ткань обычно развита не сильно, поэтому стебли слабые, часто поникающие. В центре стебля расположена паренхима сердцевины. Стебель в молодом состоянии густо покрыт мелкими листьями, в основании которых развиваются многоклеточные ризоиды. С началом ветвления образование ризоидов прекращается, и взрослые растения ризоидов не имеют. Боковые побеги располагаются мутовчато, на вершине побега мутовки сближены и образуют плотную головку. По мере роста стебля междуузлия увеличиваются и мутовки раздвигаются, часть боковых побегов занимает горизонтальное положение, другие побеги, более длинные и тонкие, поникают, плотно прилегая к главному стеблю. Таким образом формируется система горизонтальных и вертикальных побегов. Горизонтальные побеги выполняют функцию фотосинтеза. Кроме того, переплетаясь с боковыми побегами соседних растений, они способствуют поддержанию слабого

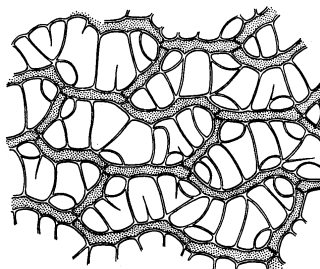


Рис. 238. Участок листа *Sphagnum palustre* с гиалиновыми и фотосинтезирующими клетками

главного побега в вертикальном состоянии, образуя в результате переплетения паутинистые куртины. Поникающие побеги, плотно облегающие стебель главного побега, способствуют поглощению воды и быстрой транспортировке её к вершине стебля по принципу капиллярности. По мере нарастания побега его поглощающие воду участки отмирают. Гиалин, обнаруживающий кислую реакцию, создаёт кислую среду, в которой разложение отмерших частей затруднено. Поэтому в анаэробных условиях происходит процесс торфонакопления. Этому способствует также бактерицидные свойства сфагновых мхов, обусловленные наличием особого противогнильного вещества -

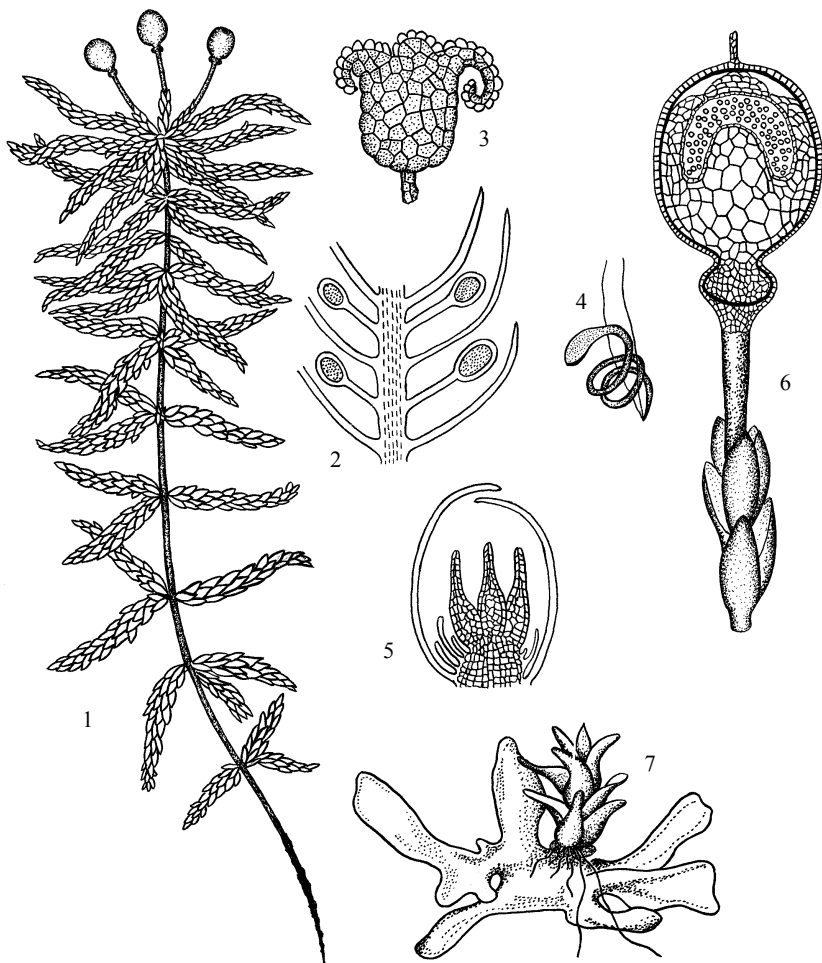


Рис. 239. *Sphagnum squarrosum*: 1 - внешний вид гаметофита со спорогониями; 2 - часть антеридиального побега; 3 - вскрывшийся антеридий; 4 - сперматозоид; 5 - группа архегониев; 6 - спорогон на ложной ножке; 7 - протонема с молодым гаметофитом

сфагнола (благодаря чему в экстремальных случаях применяется в медицинской практике в качестве сфагно-марлевых повязок).

Гаметофиты двудомные или однодомные, но гаметангии развиваются на разных побегах. Ветви с антеридиями булавовидно вздутые, часто ярко окрашены, с мелкими покровными листьями, в пазухах которых располагается по одному антеридию. Архегонии развиваются на верхушке крупнолистных, сильно укороченных веточках пучка, обычно в количестве 1-5 (рис. 239). Один архегоний, начавший развиваться раньше других, подавляет развитие других архегониев, поэтому на каждой веточке формируется по одному спорогону, представленному крупной шаровидной коробочкой, прикрытой колпачком, образующимся из разросшегося архегония. По мере роста спорогона колпачок разрывается и остаётся у основания в виде обёртки. Эпидермис бесцветный, в нём имеются недоразвитые устьица. Стопа у многих видов имеет сосочки, внедряющиеся в ткань гаметофита. Коробочка состоит из урночки и крышечки. В центре урночки находится массивная куполообразная колонка, на которой расположен спорангий в виде полусферического мешка. Между урночкой и крышечкой формируется кольцо из тонкостенных клеток, которое по мере созревания спор ссыхается, и крышечка отбрасывается, споры разносятся ветром. По мере развития коробочки вершина архегониального побега вытягивается и образует ложную ножку, являющуюся частью гаметофита. Из споры вырастает пластинчатая протонема с многоклеточными ветвящимися ризоидами, каждая из которых образует несколько побегов.

Сфагновые мхи - высокоспециализированные организмы, обладающие механизмами поглощения влаги из почвы и атмосферы. Однако принцип

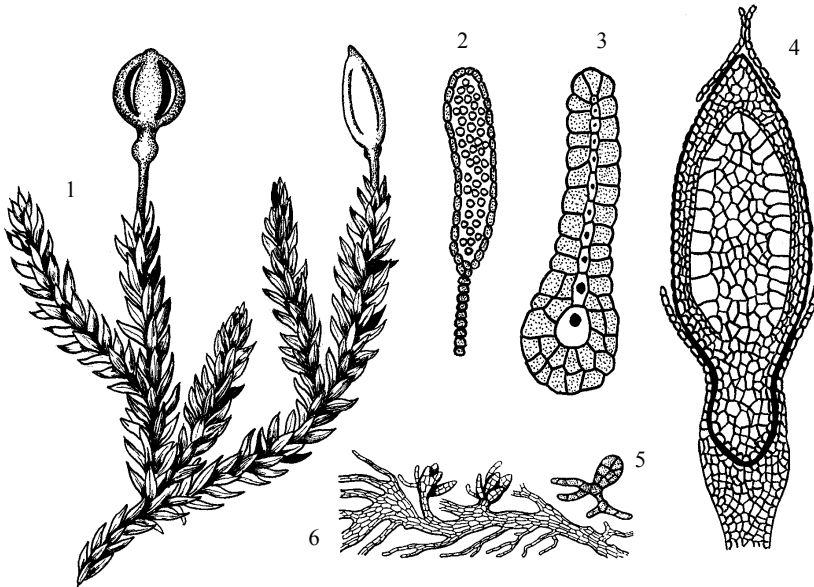


Рис. 240. *Andreaea rupestris*: 1 - внешний вид гаметофита со спорогониями; 2 - антеридий; 3 - архегоний; 4 - спорогон в разрезе; 5 - прорастающая спора; 6 - протонема с почками

поглощения основан исключительно на физических законах - капиллярности, гигроскопичности, набухании и т.д.

Подкласс Андрееродные - *Andreaeidae*

Также монотипный подкласс, включающий один порядок Андрееподобные (*Andreaeales*), одно семейство Андреевые (*Andreaeaceae*) и два рода: один род Андрея (*Andreaea*), насчитывающий 120 видов, распространённых в умеренных и холодных областях земного шара; род Неуролома (*Neuroloma*), представленный одним видом, который растёт на Огненной Земле. Это мелкие, жёсткие и хрупкие мхи от красно-бурого до чёрно-бурого цвета, растущие подушками на скалах и камнях. Типичным представителем является Андрея скальная (*Andreaea rupestris*, рис. 240). Растения многолетние, стебель симподиально ветвится, многорядно олиствен, не имеет центрального проводящего пучка и образован почти однородными толстостенными клетками. Ризоиды многоклеточные, двух типов: цилиндрические, внедряющиеся в каменистый субстрат, и пластинчатые, стелющиеся по поверхности камней. Листья однослойные, с однородными клетками, способны к длительному нарастанию верхушкой, покрыты бесцветными гигроскопическими волосками, поглощающими влагу из атмосферы. У части видов в листе имеется центральная жилка. Спорогон состоит из коробочки и стопы, расположен на ложной ножке, образуемой гаметофитом. Коробочка удлинённо-яйцевидная, покрыта эпидермисом без устьиц, раскрывается продольными щелями на 4-8 створок, соединённых на верхушке коробочки, в молодом состоянии покрыта калиптрой. Внутри коробочки имеется продолговатая колонка. При подсыхании стенки коробочки дугообразно изгибаются, что приводит к увеличению щелей, через которые высыпаются споры. Развитие споры начинается после попадания её в благоприятные условия. При прорастании споры внутри неё образуется многоклеточное шаровидное тело, разрывающее оболочку споры и выходящее наружу. Из шаровидного тела образуется пластинчатая, сильно ветвящаяся протонема. На краях пластинки вырастают бесцветные нити, внедряющиеся в щели камней и функционирующие как ризоиды, прикрепляя протонему к субстрату. Другая часть клеток образует вертикальные нити-ассимиляторы. При неблагоприятных условиях они покрываются толстой кутикулой и переходят в стадию покоя.

Подкласс Бриеродные - *Bryidae*

Наиболее обширный и полиморфный таксон, насчитывающий около 14000 видов, включающий однолетние и многолетние формы размерами от 1 мм до 50 см, распространённые по всему земному шару. Растут отдельными экземплярами и группами, в последнем случае образуют подушки, дерновины, ковры или сплошные заросли. Обитают на почве, коре деревьев,

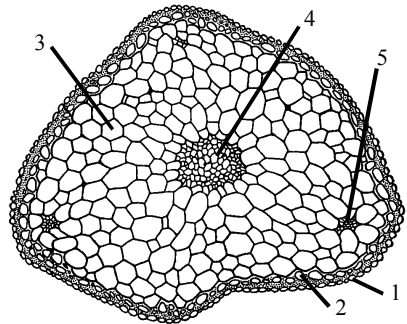


Рис. 241. Строения стебля *Mnium* sp.: 1 - эпидермис; 2 - кора; 3 - основная ткань; 4 - центральный пучок; 5 - листовая след

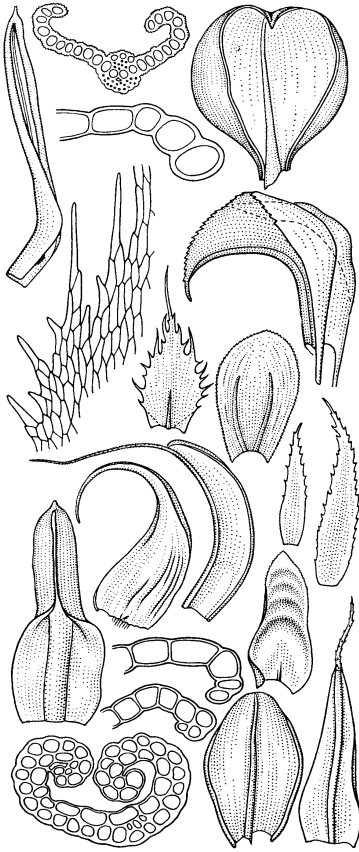


Рис. 242. Срединные листья различных представителей подкласса *Bryidae*

лигнифицированных утолщений. Лептоиды во многом схожи с ситовидными клетками Папоротниковидных - они удлинены, имеют закруглённые концы и многочисленные отверстия в боковых и концевых стенках.

В основной ткани коры имеются также листовые следы, являющиеся продолжением жилок листа. Они или слепо заканчиваются в основной ткани, или сливаются с центральным пучком.

Поверхностные клетки эпидермиса стебля могут образовывать ризоиды - однорядные многоклеточные нити. Они служат для прикрепления к субстрату и адсорбции воды. Развиваются при основании прямостоячего стебля или по всей его длине, если стебель лежачий, на стороне, обращённой к субстрату. У некоторых бокоплодных мхов развиваются пальчаторассечённые зелёные выросты стебля - парафилии, которые одевают стебель густым зелёным войлоком. Парафилии не имеют жилок и располагаются на стебле беспорядочно. Они способны не только проводить и удерживать воду, но и выполнять функцию фотосинтеза.

Ветвление стебля не бывает дихотомическим. Оно обычно боковое,

гнилой древесине, горных породах, резе на разложившихся трупах мелких животных, на экскрементах, в местах с различной степенью увлажнения и освещения.

Стебель Бриеродных имеет наиболее сложное анатомическое строение среди мхов (рис. 241). В нём выделяют три части - эпидермис, кору и центральный цилиндр. Эпидермис не имеет кутикулы и устьиц. Кора состоит из наружной механической ткани, или склеродермы, и внутренней паренхимной.

Склеродерма образована вытянутыми в длину, узкими прозенхимными клетками - стереидами, имеющими толстые стенки, на внутренней поверхности которых имеются утолщения в виде папиллообразных выростов, образующих густую сеть в полости клетки. Выросты служат для сохранения воды, клеточная оболочка способна к набуханию.

Основная ткань состоит из однородных паренхимных клеток, имеющих хлоропласты. Она выполняет функцию фотосинтеза, сохранения воды и запасных питательных веществ.

Проводящий цилиндр состоит из двух типов клеток - гидроидов, выполняющих функцию ксилемы, и лептоидов - флоэмы. Гидроиды по характеру дифференциации, форме, отсутствию в зрелом состоянии цитоплазмы похожи на трахеиды, от которых отличаются отсутствием

но не пазушное, новый боковой побег появляется ниже листа.

По расположению на стебле различают низовые, срединные и покровные листья. Низовые листья сильно редуцированы, чешуевидные, находятся в нижней или подземной части стебля. Срединные листья образуют основную фотосинтезирующую поверхность, расположены преимущественно в средней и верхней частях стебля. Покровные листья окружают гаметангии и обычно отличаются от стеблевых размерами, формой и анатомическим строением, иногда - окраской. Листья, окружающие архегонии, называются перихециальными, антеридии - перигонийными.

Срединные листья всегда сидячие, простые, по краю цельные, реже зубчатые (рис. 242). Поверхность листа часто покрыта сосочками, частично отражающими свет, который падает на поверхность другого листа, от него - на поверхность следующего. Таким образом, один солнечный луч может достичь поверхности нескольких листьев.

Поверхность пластинки редко бывает плоской, она часто желобчатая, волнистая, складчатая, килеватая. Завёрнутость краёв листа создаёт микроскопические полости, удерживающие капиллярную воду. Листовая пластинка чаще однослойная, реже двух- или многослойная. У некоторых мхов (например, у *Polytrichum commune*, рис. 243) лист имеет более сложное строение. С нижней стороны лист покрыт эпидермисом, под которым располагаются клетки механической ткани, а над ними - тонкостенная паренхима. От неё отходят перпендикулярно вверх однослойные пластинки, которые тянутся параллельными рядами вдоль всего листа, только самый край лишён их. Это ассимиляторы, клетки которых содержат большое количество хлоропластов. Расстояния между ассимиляторами микроскопические, заполнены капиллярной водой, прочно удерживаемой ассимиляторами. При подсыхании происходит закручивание листа на верхнюю сторону в трубку, при этом находящаяся между ассимиляторами вода не испаряется.

Жилка проходит посередине листа, может достигать его середины или выходить за пределы листовой пластинки в виде щетинки. Жилка обычно имеет сложное строение и состоит из четырёх типов клеток: указателей, сопроводителей, стероидных пучков и наружных клеток

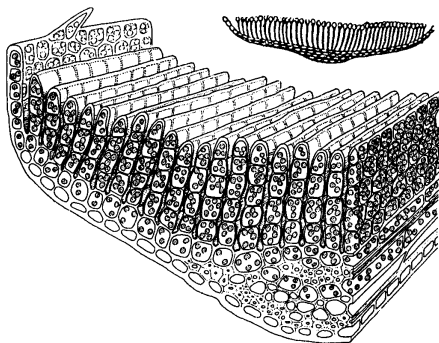


Рис. 243. Фрагмент листа *Polytrichum commune*

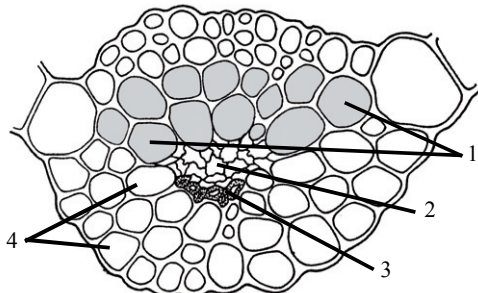


Рис. 244. Строение жилки листа *Mnium affine*: 1 - указатели; 2 - сопроводители; 3 - стероидный пучок; 4 - наружные клетки

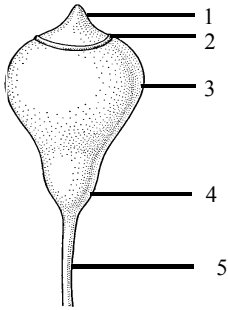


Рис. 245. Строение коробочки: 1 - крышечка; 2 - колечко; 3 - урночка; 4 - шейка; 5 - ножка

(рис. 244). Указатели - паренхимные тонкостенные клетки, расположенные в один или два ряда. Они проводят воду и снабжены на продольных стенках порами. Состояние листа зависит от тургора указателей. В сырую погоду они заполнены водой, вследствие чего жилка разбухает и вытягивается, а вместе с ней растягивается и пластинка листа. В сухую погоду жилка подсыхает, теряет своё натяжение и листовая пластинка изгибается. Сопроводители - тонкостенные, малого диаметра, прозенхимные клетки, объединённые в тяж, расположенный на спинной стороне указателей, сходны с гидроидами центрального пучка стебля. Они выполняют функцию ксилемы. Стереидные пучки состоят из толстостенных прозенхимных клеток, соединённых в тяж, сходных с лептоидами.

Выполняют функцию флоэмы и механическую функцию. Наружные клетки образуют эпидермис жилки.

На развитом гаметофите формируются архегонии и антеридии, иногда на специальных генеративных побегах. Антеридиальные побеги, помимо перигонияльных листьев, имеют парафизы, способные поглощать и удерживать влагу. Гаметофиты могут быть однодомными или двудомными. Двудомность мхов носит относительный характер, поскольку на одной протонеме могут развиваться мужские и женские экземпляры. Кроме того, у одних и тех же видов при развитии протонемы в условиях недостаточного питания формируются мужские гаметофиты, а при хорошем - женские. Строение архегониев и антеридиев типичное для отдела, то есть это наружные органы, расположенные на ножке. Обычно развиваются из верхушечной клетки и после их образования рост стебля прекращается. Исключение составляют виды рода Кукушкин лён (*Polytrichum*), у которых антеридии возникают в пазухах листьев и на мужском растении можно видеть по несколько антеридиальных розеток прошлых лет.

Оплодотворение происходит во время дождя или обильной росы. Спорогон состоит из стопы, ножки и коробочки. При его развитии первой формируется стопа, внедряющаяся в ткань гаметофита. У одних видов поверхность стопы гладкая, у других поверхностные клетки стопы вытягиваются в сосочки. У некоторых видов образуются длинные ветвящиеся волоски, похожие на ризоиды. Они физиологически активны и выполняют функцию поглощения воды и питательных веществ из гаметофита. Ножка формируется за счёт интеркалярного роста и состоит из специализированных тканей: снаружи располагаются толстостенные клетки механической ткани, затем паренхима коры, а в центре - тяж из прозенхимных клеток, выполняющих проводящую функцию. Центральный пучок ножки может

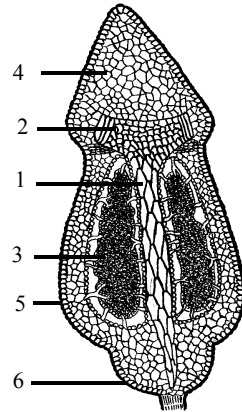


Рис. 246. Коробочка *Polytrichum commune* в разрезе: 1 - колонка; 2 - эпифрагма; 3 - спорангий; 4 - крышечка; 5 - урночка; 6 - шейка

продолжаться в стопу и нередко проникает в центральный пучок гаметофита. У многих видов ножка наверху расширяется, образуя апофизу.

Коробочка в молодом состоянии покрыта калиптрой, в ней различают три части - шейку (апофизу), урночку и крышечку, граница между последними заметна в виде небольшого желобка (рис.

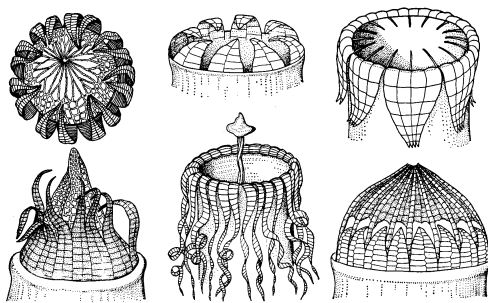


Рис. 247. Различные перистомы у *Bryidae*

245). Внутри урночки располагается центральная колонка, доходящая до её вершины. Она состоит из прозенхимных проводящих клеток и обеспечивает развивающиеся споры водой и питательными веществами. У большинства мхов колонка на вершине переходит в горизонтальную пластинку - эпифрагму, упирающуюся своими краями в стенки коробочки (рис. 246). Поверхность коробочки покрыта кутикулированным эпидермисом, в нижней части содержащим немногочисленные типичные устьица. Под эпидермисом располагается 2-3 слоя водоносной гиподермы, состоящей из тонкостенных клеток. К гиподерме примыкает ассимиляционная ткань, поэтому на ранних этапах развития спорофит способен частично питаться самостоятельно. Между стенкой и колонкой располагается спорангий, имеющий форму полого цилиндра. Он может прилегать к стенке или быть подвешенным на зелёных нитях. В спорангии путём мейоза формируются гаплоидные споры. К моменту их созревания стенка спорангия и колонка разрушаются и споры заполняют всю полость

урночки. К этому времени на месте желобка формируется кольцо, участвующее в открывании коробочки. Стенки клеток кольца содержат большое количество слизи, и у многих видов вскрывание происходит во влажную погоду, когда в результате сильного набухания слизи клетки увеличиваются в объёме в 2-3 раза и вызывают растяжение и разрыв кольца. У других видов вскрывание происходит в сухую погоду, когда клетки, не содержащие слизи, подсыхают быстрее, чем клетки разрыв.

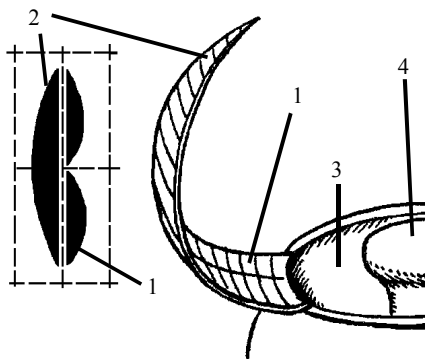


Рис. 248. Артродонтный гаплOLEПИДНЫЙ перистом:
1 - внутренний слой; 2 - наружный слой; 3 - полость коробочки; 4 - колонка

По краям вскрывшейся коробочки имеется перистом, состоящий из одно- или двурядных зубцов, ресничек или нитей разнообразной формы (рис. 247). У некоторых видов перистом отсутствует, у других бывает недоразвитым. Общее свойство перистоста - его гигроскопичность. Во влажную погоду он набухает и занимает горизонтальное положение, стягивая к центру края коробочки. Зубчики перистоста налегают на эпифрагму и закрывают коробочку. У

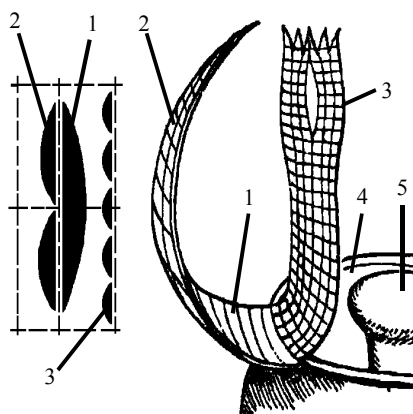


Рис. 249. Артродонный диплолепидный перистом:
1 - внутренний слой; 2 - наружный слой; 3 -
внутренний перистом; 4 - полость коробочки; 5 -
колонка

выделения которых положено строение перистоста, образованный мёртвыми клетками, бывает двух основных типов: нематодонтный и артродонный. Нематодонтный тип перистоста образуется из цельных, тангентально сросшихся клеток в 1-4 слоя, число зубцов от 4 до 64. Артродонный тип образован из тангентально сросшихся разрушенных клеток и может быть простым (один ряд зубцов) и двойным (два ряда). В последнем случае зубцы внутреннего слоя могут чередоваться с наружными, или быть супротивными им. По клеточному строению наружного и внутреннего слоёв зубцов перистоста, артродонный тип делится на две группы:

ГаплOLEпидный перистом - однорядный, наружный слой зубцов состоит из одного ряда клеток, внутренний - из двух, образующих на внутренней поверхности зубца зигзагообразную срединную линию (рис. 248);

Диплолепидный перистом - двурядный, зубцы внешнего слоя снаружи состоят из двух рядов клеток со срединной линией, внутри - из одного (рис. 249).

Объём порядков, их ареал и участие в сложении растительного покрова неравноценны. Одни порядки включают по одному семейству с небольшим количеством видов, другие являются крупными.

К нематодонтным мхам относятся порядки Политрихоподобные (*Polytrichales*)

видов, лишённых эпифрагмы, зубчики перистоста длинные, и смыкаясь своими вершинами, также закрывают вход в урночку. В обоих случаях перистост препятствует попаданию влаги внутрь коробочки и загниванию спор. В сухую погоду зубцы перистоста отгибаются наружу и споры высыпаются. Распространению спор также способствует ножка, имеющая обычно небольшие размеры, но у некоторых мхов превышает длину коробочки в 5, 10 и даже в 20 раз. Раскачиваясь, ножка способствует высыпанию спор.

Систематика подкласса окончательно не разработана, в разных системах насчитывается от 13 до 18 порядков, в основу

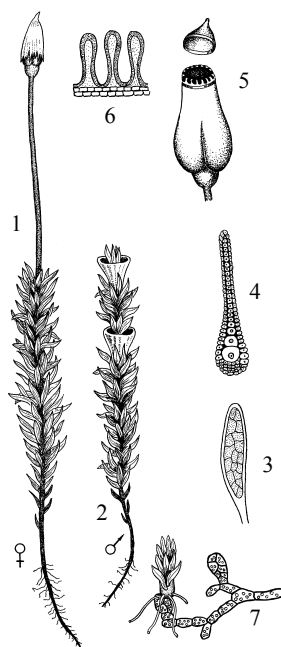


Рис. 250. *Polytrichum commune*: 1 - женский гаметофит со спорогоном; 2 - мужской гаметофит; 3 - антеридий; 4 - архегоний; 5 - коробочка; 6 - зубцы перистоста; 7 - протонема

и Буксбаумиеподобные (*Buxbaumiales*).

Порядок Политрихоподобные - *Polytrichales*

Многолетние крупные мхи, растущие дерновинками, образующие обширные покрытия на почве в лесах, на болотах и в тундре. Стебель прямостоячий, наиболее сложно дифференцирован на ткани. Листья с влагалищным основанием и продольными пластинками ассимиляторов. Перистом из 32 или 64 язычковидных зубцов. Представители порядка являются одними из самых крупных мхов. Так при благоприятных условиях экземпляры Кукушкина льна обыкновенного (*Polytrichum commune*, рис. 250) могут достигать в высоту 50 см.

Порядок Буксбаумиеподобные - *Buxbaumiales*

Мелкие однолетние и многолетние мхи, растущие рассеянно или группами, обитающими на почве или гнилой древесине в лесах, тундре, реже на каменистых склонах в горах. Протонема является преобладающей в цикле развития и может жить два сезона и более. Гаметофит редуцирован. У Буксбаумии безлистной (*Buxbaumia aphylla*, рис. 251) женский гаметофит развивается на протонеме и имеет побег длиной менее 1 мм с 5-7 яйцевидными однослойными зелёными листьями. Мужской гаметофит редуцирован до антеридия, развивающегося на протонеме, прикрытого однослойным бесцветным листом, имеющим форму двустворчатой раковины. Коробочка дорсивентральная, косо-яйцевидная, на относительно длинной ножке (7-10 мм длины). По мере роста спорогона, стебель гаметофита разрастается и муфтовидно окружает его ножку, образуя покрытое ризоидами влагалище. Вид широко распространён в Голарктике, преимущественно в бореальной зоне.

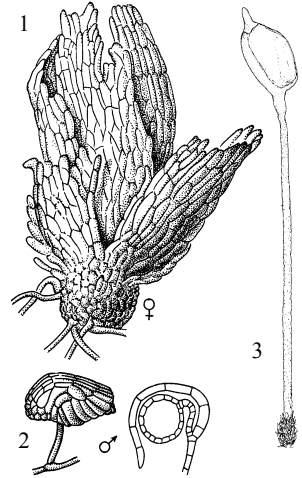


Рис. 251. *Buxbaumia aphylla*: 1 - женский гаметофит; 2 - антеридий на протонеме; 3 - спорангон с муфтовидным влагалищем

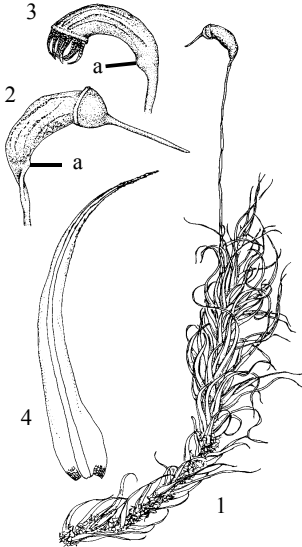


Рис. 252. *Dicranum fuscescens*: 1 - внешний вид; 2 - коробочка (а - зобик); 3 - вскрытая коробочка; 4 - лист

Порядок Дикраноподобные - *Dicranales*

Относится к артродонтным гаплOLEПИДНЫМ мхам. Насчитывает 8 семейств и около 1500 видов почвенных или скальных мхов. Наиболее крупным является семейство Дикрановые (*Dicranaceae*), включающее до 50 родов.

Виды рода Дикранум (*Dicranum*)

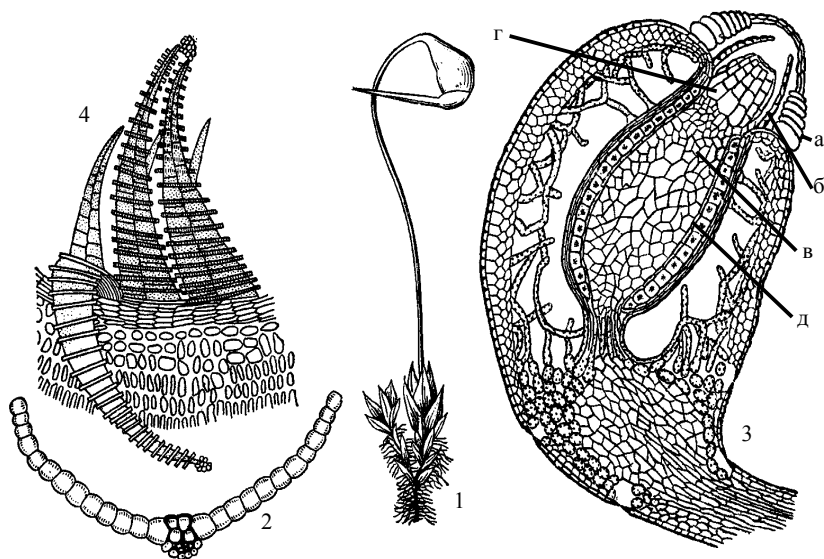


Рис. 253. *Funaria hygrometrica*: 1 - внешний вид; 2 - лист в разрезе; 3 - коробочка в разрезе (а - крышечка; б - перистом; в - колонка; г - эпифрагма; д - археспорий); 4 - зубцы перистоста

принимают большое участие в сложении напочвенного покрова тундр, болот и хвойных лесов. Дикранум буроватый (*Dicranum fuscescens*, рис. 252) распространён в северных широтах и в горах северного полушария. Стебель достигает 4-8 см длины, густо покрыт длинными до 7 мм длины листьями. Коробочка наклонённая, продолговатая, часто с небольшим зобиком.

Порядок Фунариеподобные - *Funariales*

Характеризуется артродонтным диплолепидным перистомом с супротивными зубцами. Представлен мелкими одно-двулетними растениями, обитающими на почве и органическом субстрате. Насчитывает свыше 300 видов, объединённых в 6 семейств.

Семейство Фунариевые (*Funariaceae*) насчитывает около 250 видов, распространённых на всех континентах, встречающихся главным образом на влажной почве равнин. Род Фунария (*Funaria*) является самым крупным родом порядка и насчитывает около 200 видов. Наиболее известна Фунария гигрометрическая (*Funaria hygrometrica*, рис. 253), получившая своё название из-за способности ножки спорогона скручиваться в сухих условиях и

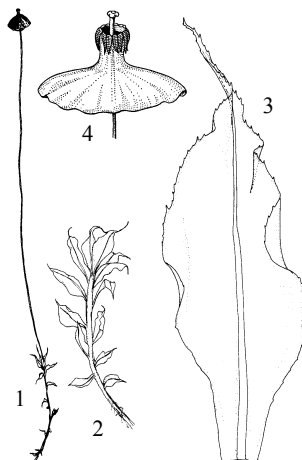


Рис. 254. *Splachnum rubrum*: 1 - внешний вид; 2 - гаметофит; 3 - лист; 4 - вскрывшаяся коробочка

раскручиваться во влажных. Вид распространён почти повсеместно как типичный нитрофил, часто растущий на пожарищах в лесах и вблизи человеческого жилья. Растения могут давать несколько поколений в течение одного сезона, если для этого имеются подходящие условия.

Среди артродонтных диплолепидных с чередующимися зубцами периста мхов наибольший интерес представляют порядки Сплахноподобные (*Splachnales*), Бриеподобные (*Bryales*) и Гипноподобные (*Hypnales*).

Порядок Сплахноподобные - *Splachnales*

Включает два семейства. Семейство Сплахновые (*Splachnaceae*) насчитывает около 100 видов, обитающих на органическом субстрате - трупах животных и их экскрементах. Виды рода Сплахнум (*Splachnum*) поселяются на экскрементах животных. Сплахнум красный (*Splachnum rubrum*, рис. 254) имеет неветвящийся стебель, достигающий 1-2 см длины. Коробочка на длинной ножке (до 14 см длины) с зонтиковидной апофизой, окрашенной в пурпурно-красный цвет. Через устьица эпидермиса апофизы выделяется жидкость с неприятным запахом, привлекающая мух, которые являются распространителями клейких спор.

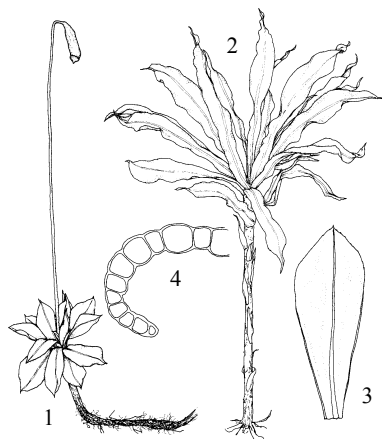


Рис. 255. *Rhodobryum roseum*: 1 - внешний вид, 2 - гаметофит; 3 - лист; 4 - лист в разрезе

Порядок Бриеподобные - *Bryiales*

Крупный порядок, насчитывающий 16 семейств и около 2000 видов. Это преимущественно напочвенные, лесные и болотные мхи, реже скальные, в южном полушарии - эпифиты.

Самое крупное семейство Бриевые (*Bryaceae*), насчитывающее до 1700

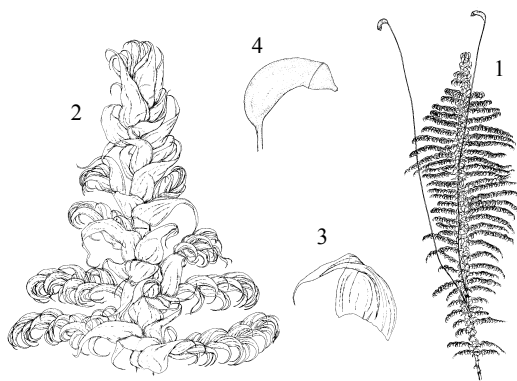


Рис. 256. *Ptillum crista-castrensis*: 1 - внешний вид; 2 - часть гаметофита; 3 - лист; 4 - коробочка

видов. В умеренной зоне северного полушария широко распространён Родобриум розетковидный (*Rhodobryum roseum*, рис. 255), обитающий в лесах на затенённой почве. Прямостоячий стебель оканчивается розеткой крупных листьев. Спорогонии одиночные или их может быть 2-3, коробочка повислая, с продолговатой шейкой.

Порядок Гипноподобные - *Hypnales*

Включает напочвенные, скальные и эпифитные мхи, образующие дерновинки и ковры. В порядке 12 семейств и свыше 3000 видов.

Семейство Гипновые (*Hypnaceae*) насчитывает 30 родов, среди которых монотипный род Птилиум (*Ptilium*), единственный вид которого Птилиум страусово перо (*Ptilium crista-castrensis*, рис. 256) имеет дважды перистый изящный стебель, в средней части которого формируются генеративные укороченные побеги, формирующие впоследствии спорогоны с поникающими коробочками.

Мохообразные являются древним таксоном высших растений, ископаемые остатки которых известны с силура и девона, причём уже в составе двух классов *Hepaticopsida* и *Bryopsida*. Среди печёночников талломные формы появились раньше листостебельных. Однако непосредственные предки Мохообразных неизвестны. На их происхождение имеется две точки зрения. Первая заключается в том, что предковые водорослевые формы имели дорсивентральный таллом, дихотомически ветвились и имели изоморфную смену поколений. При жизни в условиях суши произошла редукция диплоидной генерации и потеря самостоятельности спорофита. О том, что спорофит был самостоятельным организмом, свидетельствуют наличие устьиц в эпидермисе коробочки спорогона, проводящих тканей в ножке и колонке, случаи прорастания стопы через ткань гаметофита и образование на ней ризоидов. В результате потери самостоятельности спорофит редуцировался до органа спороношения с утратой всех вегетативных функций, которые перешли к гаметофиту, и он стал преобладающим в цикле развития. Постепенно выработалась листостебельная структура у наиболее высокоорганизованных форм, достигших наибольших размеров и растущих в сравнительно сухих условиях. Не смотря на большое разнообразие гаметофитов, Мохообразные не смогли занять господствующее положение на земле, и были ограничены в распространении увлажнёнными местами обитания, поскольку основной функцией гаметофита остаётся обеспечение полового процесса, происходящего в капельно-жидкой среде. Одним из вариантов этой точки зрения является предположение о том, что предками Мохообразных явились древние водоросли порядка *Chaetophorales*, обладавшие гетеротрихальным талломом и самыми разнообразными типами циклов развития. Начало одним Мохообразным дали водоросли, обладавшие изоморфной сменой поколений с последующей редукцией спорофита, другие же с самого начала унаследовали цикл развития с преобладанием гаметофита. Такая трактовка позволяет предположить независимое происхождение листостебельных и талломных форм. Генеральной линией эволюции в этом случае явилось трансформирование вертикальных участков гетеротрихального таллома, что привело к возникновению листостебельного таллома. В этом случае признаётся независимость происхождения *Hepaticopsida* и *Bryopsida*, эволюция в пределах каждого из этих таксонов шла независимо.

Вторая точка зрения рассматривает Мохообразные в качестве вторичной, регрессивной группы растений, берущих начало от Риниеобразных, у которых спорофит является преобладающим в цикле развития. Эволюция шла в направлении от листостебельных форм к талломным в связи с приуроченностью к условиям повышенного увлажнения. У простейших Мохообразных, с этой точки зрения, спорофиты изменялись от листостебельных радиальных форм к дорсивентральным и, наконец, к безлистным талломным. Эта точка

зрения опирается на сходство в строении спорангиев некоторых первых наземных растений, например, *Horneophyton*, со спорогониями Сфагноподобных и Андрееподобных, а также наличием редуцированных адаптивных структур (устьиц, проводящей системы). Однако с этой точкой зрения трудно согласиться, поскольку принятие в качестве исходного для Мохообразных гаметофита типа Кукушкина льна мало обосновано - неизвестно, какими были гаметофиты у Риниеобразных.

В развитии гаметофита и спорофита Мохообразных обнаруживается прогрессивное направление. Гаметофит явно прогрессировал, постепенно вырабатывалось его сложное расчленение, увеличение поверхности, появление специализированных тканей, что необходимо для лучшего обслуживания спорофита. Поскольку эволюция гаметофита шла в воздушной среде, он выработал ряд признаков, характерных для линии развития с преобладанием спорофита - листостебельное строение, зачаточную стель. Такие же прогрессивные черты видны и в эволюции спорофита, выражающиеся в усовершенствовании аппарата рассеивания спор (от элатер до перистомы).

Филогенетические связи в отделе *Bryophyta* приведены на рисунке 257. Выделяются две эволюционные линии, соответствующие двум классам - *Hepaticopsida* и *Bryopsida*.

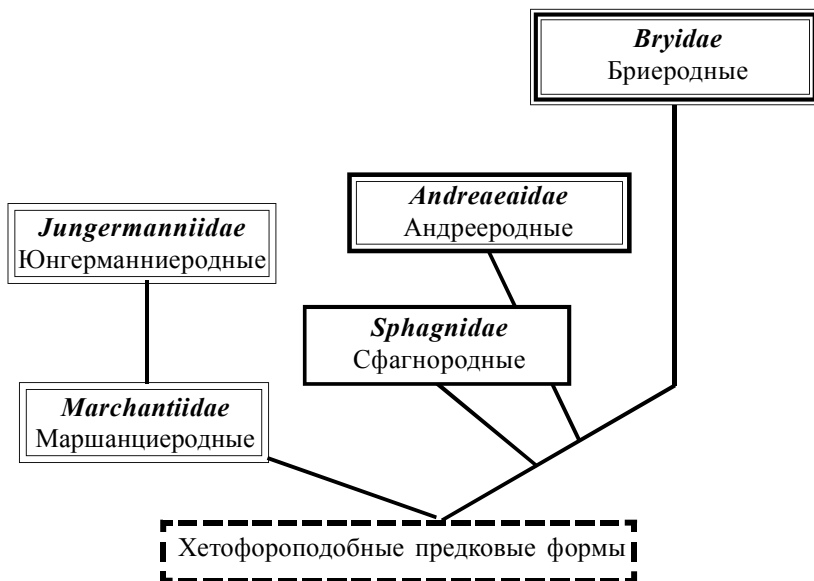


Рис. 257 Схема филогенетических отношений Мохообразных - *Bryophyta*

ОТДЕЛ АНТОЦЕРОТООБРАЗНЫЕ - ANTHOCEROTOPHYTA

Таксономическая категория этой группы растений окончательно не установлена, многие исследователи рассматривают её в ранге класса отдела Мохообразные. В некоторых системах ей придаётся ранг самостоятельного отдела на основе ряда признаков, не свойственным отделу *Bryophyta*. Эти отличия касаются особенностей строения как гаметофита, так и спорофита.

Гаметофит имеет наиболее примитивное строение среди всех высших растений. Он представлен дорсивентральным, лопастным талломом

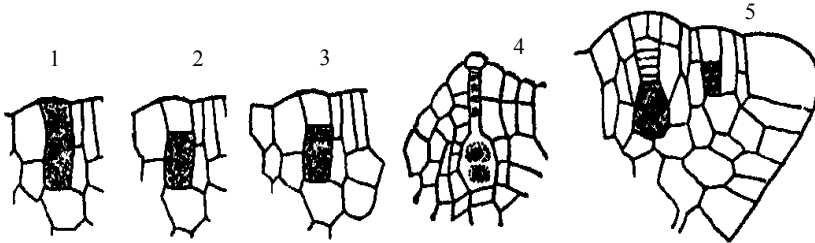


Рис. 258. Последовательные стадии развития архегония Антоцеротообразных

(слоевищем), состоящим всего из нескольких слоев одинаковых, тонкостенных клеток. На нижней стороне таллома развиваются ризоиды с гладкими стенками. Характерной особенностью является наличие в клетках пластинчатого хлоропласта (хроматофора) с пиреноидом (род Антоцерос - *Anthoceros*) или нескольких более мелких хлоропластов с пиреноидами или без них (род Мегацерос - *Megaceros*). Органы полового размножения развиваются эндогенно в ткани слоевища. Архегоний развивается из поверхностной клетки, делящейся поперечной перегородкой. Из нижней клетки формируются брюшная канальцевая клетка и яйцеклетка, из верхней после ряда поперечных делений образуются шейковые канальцевые клетки. Таким образом, в отличие от других Мохообразных, архегоний является внутренним органом, стенки

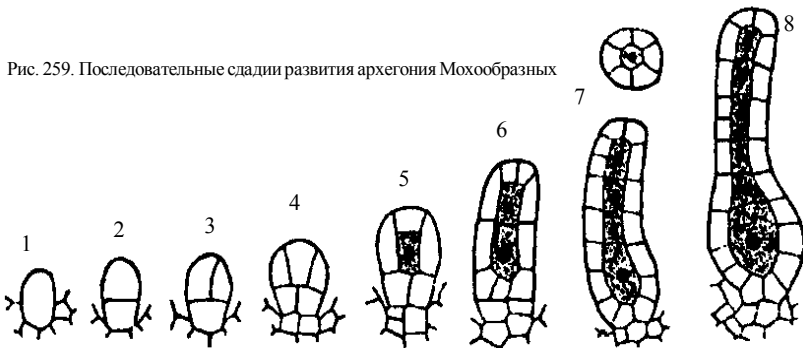


Рис. 259. Последовательные стадии развития архегония Мохообразных

его неотличимы от основной ткани гаметофита, покровный слой архегония недостаточно отчетливо выделяется, то есть шейка и брюшко ещё не дифференцированы (рис. 258).

У Мохообразных архегонии наружные. Развитие этого органа начинается от одной поверхностной клетки, которая делится поперечной перегородкой на две, верхняя формирует сам архегоний, из нижней клетки образуется его ножка. После трёх последовательных делений верхней клетки образуется центральная клетка и периферические. Затем зачаток архегония делится горизонтальной перегородкой на две половины, из нижней развивается брюшко с яйцеклеткой и брюшной канальцевой клеткой, из верхней - шейка с шейковыми канальцевыми клетками (рис. 259).

Особенностью спорофита является наличие вставочной меристемы между стопой и коробочкой. Спорофит растёт в течение всей жизни, а у видов, обитающих в умеренных широтах - в течение сезона. Клетки меристематической ткани постоянно делятся, вследствие чего спорофит долгое время растёт в длину, причём по мере роста происходит его формирование. В то время, как на вершине происходит раскрытие створок и высыпание спор, в основании имеется ещё совершенно недифференцированная часть, состоящая из эмбриональной ткани. Коробочка имеет сложное строение, её ткани дифференцированы на покровную, ассимиляционную, археспориальную и зачаточную проводящую. В эпидермисе растущей коробочки находятся устьица, имеющие замыкающие клетки, т.е. способные осуществлять транспирацию, спорофит в целом обладает способностью к фотосинтезу. Кроме того, он способен к укоренению, что встречается у видов рода *Megaceros*. Обнаружено подобное явление и у *Anthoceros fusiformis*, растущего на тихоокеанском побережье Северной Америки, у которого спорофит достигает 16 см в высоту при очень маленьком гаметофите. Нижняя часть этого спорофита в центре имеет массивную стель и зеленую коровую фотосинтезирующую ткань, прилегающую к эпидермису. Осевая часть стели дифференцирована по типу сосудистых растений, она имеет проводящие ткани, морфологически сходные с протостелью Риниофитов. Стопа клубневидно утолщена, а ее нижние клетки образуют длинные ризоидальные выросты, уходящие в почву. Таким образом, спорофит способен жить как независимое растение.

Таким образом, отличительные особенности гаметофита и спорофита позволяют придать этой группе растений ранг самостоятельного отдела, не имеющего родства с настоящими *Bryophyta*.

Отдел включает два класса: Антоцеротовидные (*Anthocerotopsida*) и Горнеофитовидные (*Horneophytopsida*).

КЛАСС АНТОЦЕРОТОВИДНЫЕ - *ANTOCEROTOPSIDA*

Представители класса отличаются дорсивентральным, лопастным слоевищем, не дифференцированным на ткани (гомогенным), состоящим из нескольких слоёв одинаковых, тонкостенных клеток. Лишь у представителей рода Дендроцерос (*Dendroceros*) посередине имеется многослойное утолщение, условно называемое жилкой. На нижней стороне таллома развиваются ризоиды с гладкими стенками. Здесь же образуются межклеточные полости, заполненные слизью, которая выступает наружу и предохраняет точку роста. В полостях часто поселяются колонии водоросли рода *Nostoc*. Меристематические клетки формируют лопасти, налегающие друг на друга, придающие слоевищу курчавость. На верхней поверхности возникают пластинчатые или волосовидные придатки, создающие паутинистый налёт, который способен поглощать влагу из атмосферы и создавать вокруг слоевища влажную среду. При неблагоприятных условиях (дефиците влаги) на

лопастях слоевища формируются клубневидные утолщения, покрытые сверху опробковевшими клетками, способные переносить неблагоприятные условия, а затем прорасти в новые растения.

Вегетативное размножение осуществляется выводковыми почками, которые образуются внутри клеток слоевища как апланоспоры у водорослей, при этом содержимое клеток отстает от стенок и покрывается оболочкой. Стенки образующей клетки ослизняются, почка выходит наружу и вырастает в новое растение.

Гаметофит обоеполюсый, но антеридии созревают раньше архегониев, что предотвращает самооплодотворение. Антеридии располагаются по одному или группами в особых полостях - антеридиальных камерах, закрытых сверху одним или двумя слоями клеток. Из клеток ножки антеридии могут возникать новые антеридии. Ко времени созревания антеридии окрашиваются в оранжевый цвет, клетки, закрывающие полость, вздуваются, затем кратерообразно разрываются и образуют зубчатую обертку вокруг антеридиев, и сперматозоиды выходят наружу. Архегонии также являются внутренними органами, но располагаются не в полостях, а в ткани гаметофита.

Спорофит образуется в ткани слоевища. При его прорастании ткань гаметофита образует вокруг коробочки обертку - вагинулу. Он состоит из длинной цилиндрической коробочки и стопы. Стопа часто имеет якоревидную форму, погружена в ткань гаметофита, пространство между стопой и гаметофитом заполнено слизью. Внутри коробочки находится узкая колонка, которая вместе с коробочкой подрастает снизу за счёт деятельности вставочной меристемы. Она выполняет механическую функцию и служит для проведения воды и питательных веществ. На верхушке коробочка вскрывается двумя длинными узкими створками.

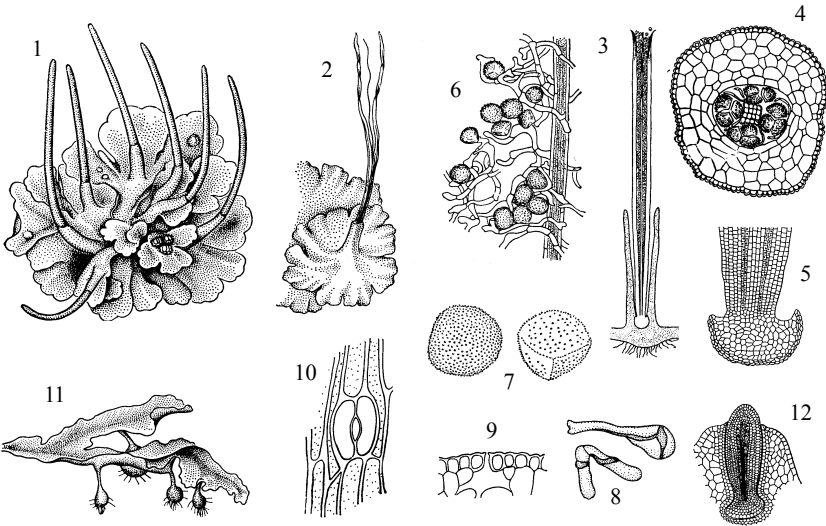


Рис. 260. *Antoceros laevis*: 1 - внешний вид гаметофита со спорофитами; 2 - часть слоевища со вскрывшейся коробочкой; 3 - схема строения спорофита; 4 - поперечный разрез коробочки; 5 - стопа и вставочная меристема; 6 - часть колонки с элатерами и спорами; 7 - споры; 8 - элатеры; 9 - поперечный срез устьища; 10 - устьище в эпидермисе коробочки; 11 - слоевище с выводковыми клубеньками; 12 - прорастание спорофита

Между колонкой и стенками коробочки формируются тетрады спор и бесплодные нити - элатеры, которые могут быть одноклеточными и многоклеточными, иногда ветвистыми, часто колечкато согнутыми. До созревания спор они представляют собой удлинённые тонкостенные клетки с живой цитоплазмой, содержащей капельки масла и зёрна крахмала и выполняют функцию обеспечения питанием спорогенных клеток. Позднее в стенках элатер образуются спиральные утолщения, в зрелом состоянии они становятся гигроскопичными и служат для разрыхления и разбрасывания спор.

Споры долго остаются соединёнными в тетрады. При прорастании споры образуются слабо развитая протонема, состоящая из 1-3 клеток.

Класс *Anthocerotopsida* включает один порядок Антоцеротоподобные (*Anthocerotales*) и два семейства: Антоцеротовые (*Anthocerotaceae*) и Нототиловые (*Notothylaceae*).

Семейство Антоцеротовые (*Anthocerotaceae*) насчитывает около 300 видов, распространённых главным образом в тропических и умеренно тёплых областях земного шара. Одним из самых распространённых видов является Антоцерот гладкий (*Anthoceros laevis*, рис. 260), распространённый в северных и южных умеренных широтах всего земного шара. Является обитателем нарушенных и незадернованных субстратов, поселяется на залежах, по окраинам дорог и канав, на обнажённой влажной почве.

Семейство Нототиловые (*Notothylaceae*) включает один род Нототилас (*Notothylas*), насчитывающего 10 видов, которые приурочены в основном к тропикам южного полушария. Типичным представителем является Нототилас округлый (*Notothylas orbicularis*, рис. 261), у которого в коробочке имеется зачаточная колонка, отсутствует вставочная меристема, между стопой и коробочкой имеется короткая ножка. Развитый спорофит короткой обёрткой гаметофита. Стенки коробочки без устьиц, элатеры неразветвлённые.

КЛАСС ГОРНЕОФИТОВИДНЫЕ - *HORNEOPHYTOPSIDA*

Монотипный класс, представленный одним видом - Горнеофитон Линье (*Horneophyton lignieri*, рис. 262), известным из отложений среднего девона. Так же, как и все первые наземные растения, он имел дихотомически ветвящийся стебель высотой до 20 см. Подземная часть была представлена клубневидным образованием, покрытым ризоидами и лишённым проводящих тканей. В нём обнаружены следы гифов грибов, что предполагает наличие микоризы. В эпидермисе отсутствовали

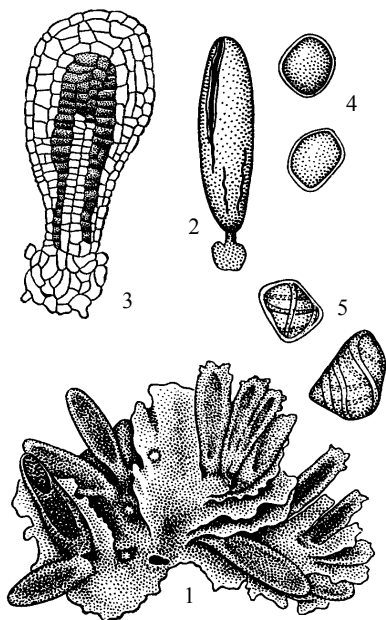


Рис. 261. *Notothylas orbicularis*: 1 - внешний вид; 2 - спорофит; 3 - спорофит в разрезе; 4 - споры; 5 - элатеры

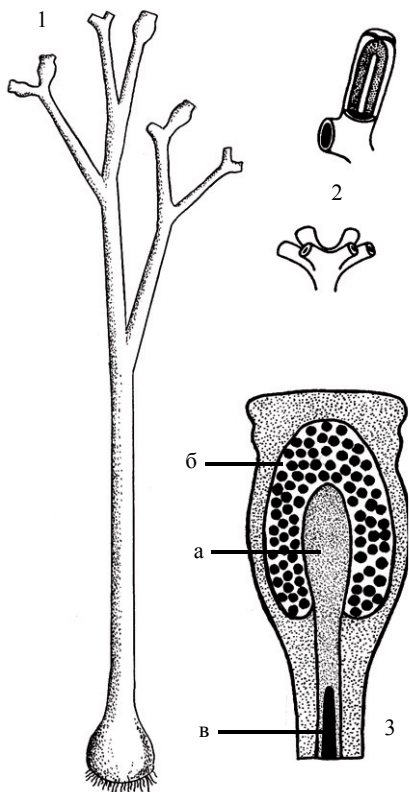


Рис. 262. *Horneophyton lignieri*: 1 - внешний вид; 2 - дихотомически разветвлённый спорангий; 3 - спорангий в разрезе (а - колонка; б - споры; в - ксилема)

устыца. В спорангиях Горнеофитона имелась колонка, над которой формировалась продолговатая куполообразная спороносная полость. По созревании спорангий вскрывался порой. Цилиндрические спорангии до 4 мм длины мало отличались от стебля и были способны к ветвлению. Некоторые спорангии ветвились дважды и трижды дихотомически. Многослойная стенка спорангия являлась непосредственным продолжением периферической части коры. Колонка также дихотомически ветвилась и представляла собой продолжение проводящего лучка с выклинившейся ксилемой. Сама же колонка была представлена флоэмой. Предполагается, что формирование спорангия на вершине тела (конечного участка стебля) происходило путём превращения внутренних клеток коры в материнские клетки спор, а затем в споры.

Из девонских отложений описано растение под родовым названием Лионофитон (*Lyonophyton*, рис. 263) как предполагаемый гаметофит Горнеофитона. Лионофитон имел вертикальные восходящие стебли, анатомическое строение которых сходно с таковыми Горнеофитона. На вершине оси имелось чашевидное расширение с лопастным краем. В центре чаши

образовывался выступ, в который были погружены архегонии с сильно оттянутой шейкой. По периферии чаши с её внутренней стороны располагались округлые антеридии. Однако точка зрения, что Лионофитон является гаметофитом Горнеофитона, не обоснована. Сходное анатомическое строение стебля не является показателем родства, поскольку подавляющее большинство первых наземных растений имели протостель, но отнесены к разным отделам высших растений. Кроме того, строение нижней части стебля Горнеофитона, похожее на стопу и не имеющее проводящих тканей, предполагает начальное развитие спорофита на плоском, слоевищном гаметофите, который мог питать спорофит непродолжительное время, после чего формировались ризоиды, прораставшие через ткань гаметофита в субстрат, и спорофит переходил к самостоятельному существованию, как это происходит у некоторых современных Антоцеротовидных.

Филогенетические связи *Anthocerotopsida* приведены на рисунке 264. Этот таксон представляет собой особую эволюционную ветвь высших

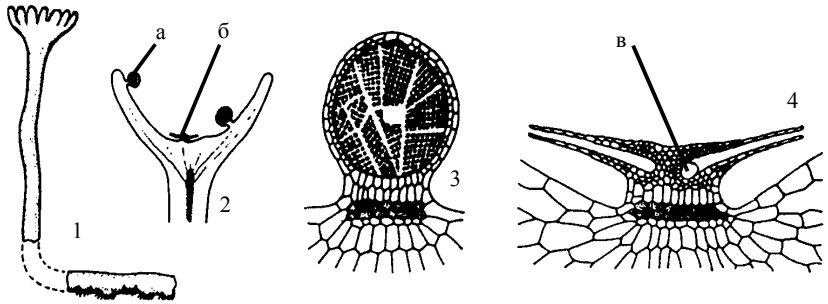


Рис. 263. *Lyonophyton* sp.: 1 - внешний вид; 2 - гаметангиофор (а - антеридий; б - архегонии); 3 - антеридий; 4 - архегонии (в - яйцеклетка)

растений с преобладанием в цикле развития спорофита (о чём также свидетельствует и наличие внутреннего архегония на гаметофите), наиболее высокоорганизованные представители которой вымерли. Современные потомки эволюционировали по пути редукции спорофита и всё большей зависимости его от гаметофита (хотя часть из них сохранила ограниченную независимость). В связи с этим они утратили способность к ветвлению и сохранили лишь вставочную меристему.

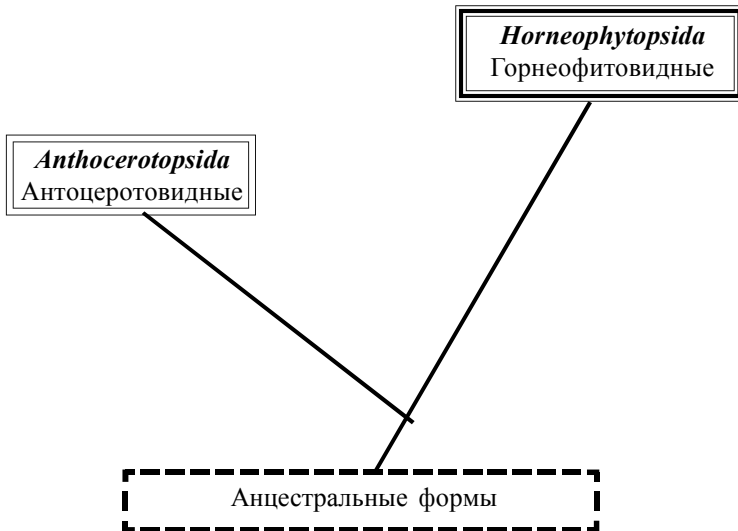


Рис. 264 Схема филогенетических связей Антоцеротообразных - *Anthocerotophyta*

ОТДЕЛ РИНИЕОБРАЗНЫЕ - *RHYNIOPHYTA*

Отдел объединяет растения, большинство из которых являются ископаемыми, известными из ранних палеозойских отложений. Небольшая их часть в трансформированном виде сохранилась в современной флоре.

Ископаемые Риниеобразные являются наиболее древними наземными растениями, существовавшими на всех материках от верхнего силура до конца девона (80 - 90 млн. лет), вымершими около 400 млн. лет назад. Они обладали рядом признаков, отражавших начальную ступень эволюции высших растений. Тело состояло из цилиндрических осей, дихотомически ветвившихся во взаимно перпендикулярных плоскостях. Оси были покрыты эпидермисом с типичным устьичным аппаратом. Проводящая система устроена по типу протостели. Подземная часть была представлена корневищеподобными образованиями, получившими название ризоидов, покрытых простыми ризоидами. Конечные участки воздушных побегов получили название теломов, подразделялись на фертильные (несущие спорангии) и стерильные (без спорангиев). Соединявшие теломы оси получили название мезомов. В спорангиях развивались одинаковые споры, имевшие трёхлучевые швы. Спорангии толстостенные, без колонки, продолговатой или округлой формы, у некоторых видов срастались, образуя синангии, что характерно и для современных представителей отдела. Большинство ископаемых Риниеобразных были типичными наземными растениями, обитавшими преимущественно на болотистых местах вокруг морских и континентальных бассейнов.

Отдел объединяет три класса: Риниевидные (*Rhyniopsida*), Псилотовидные (*Psilotopsida*) и Ужовниковидные (*Ophiglossopsida*).

КЛАСС РИНИЕВИДНЫЕ - *RHYNIOPSIDA*

Началом изучения первых наземных высших растений послужили находки в 1917-1921 годах окаменелых растительных остатков, обнаруженных в Шотландии у деревни Райни (*Rhyni*) в раннедевонских отложениях. Одно из найденных растений получило родовое название Риния (*Rhynia*) по названию населённого пункта и этот род стал типовым

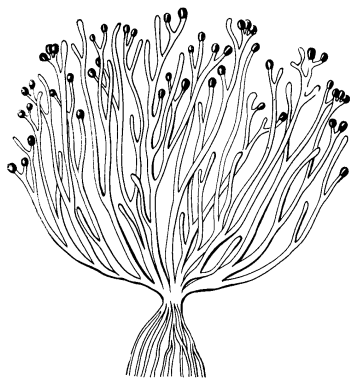


Рис. 265. *Cooksonia* sp.

для отдела. Наиболее древние остатки этого класса растений относятся к верхнему силуру и представлены родом Куксония (*Cooksonia* sp., рис. 265). Растения высотой 5-10 см неравно дихотомически ветвились, благодаря чему большинство боковых ветвей были направлены к центру растения, на концах ветвей располагались округлые спорангии. Куксония является самым древним известным высшим растением, жившим более 415 млн. лет назад.

Наиболее хорошо изучен род Риния (*Rhynia*), представленный двумя видами - Риния большая (*Rhynia major*, рис. 266) и Риния Гвин-Вогана (*Rhynia gwynne-vaughanii*, рис. 267). Ринии

были влаголюбивыми растениями, произраставшими на болотистых местах, где они образовывали довольно густые заросли. Риния большая достигала в высоту 50 см при диаметре стебля 5-6 мм. Подземная часть представляла горизонтальный ризоид, на котором пучками располагались ризоиды. Стебель неравно дихотомически ветвился, благодаря чему выделялась более толстая главная ось и тонкие короткие боковые ветви, на концах которых располагались продолговатые спорангии длиной 10-12 мм, без колонки внутри. В спорангиях развивались многочисленные одинаковые споры, располагавшиеся в тетрадах. Специальных приспособлений для вскрытия спорангиев не было. Проводящая система представляла типичную протостель, ксилема которой состояла из трахеид с кольчатыми или спиральными утолщениями. Формирование ксилемы происходило от центра к периферии, то есть ксилема была эндархная. Ксилему окружала флоэма, состоявшая из 4-5 рядов удлиненных клеток со скошенными стенками. Далее располагалась мощная кора, разделявшаяся на внутреннюю и наружную. Внутренняя состояла из рыхло соединенных паренхимных клеток с межклетниками, наружная - из нескольких слоёв

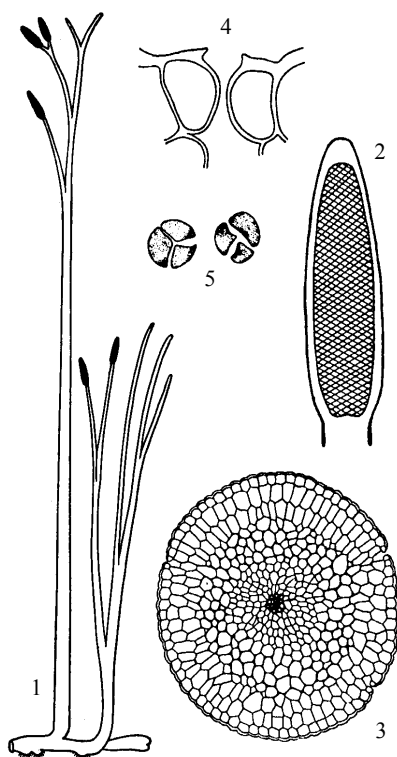


Рис. 266. *Rhynea major*: 1 - внешний вид; 2 - спорангий в разрезе; 3 - стебель в разрезе; 4 - устьице; 5 - споры

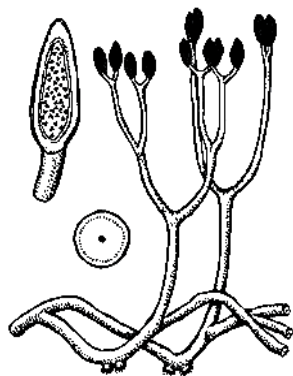


Рис. 267. *Rhynea gwynne-vaughanii*

плотно сдвинутых клеток. Кора выполняла функцию фотосинтеза и механическую функцию. Снаружи располагалась кутинизированный эпидермис, в котором имелись нормально развитые устьица с двумя замыкающими клетками и устьичной щелью.

Риния Гвин-Вогана отличалась меньшими размерами - до 20 см высоты и стеблями 2-3 мм в диаметре. Спорангии имели многослойную стенку, мало отличающуюся по строению от коры, в которой имелись два ряда клеток с утолщенными оболочками, по которым происходило вскрытие спорангиев.

Гаметофит Риний не найден. Существует предположение, что подземная часть растений была гаметофитом, а надземная - спорофитом. Это предположение основано

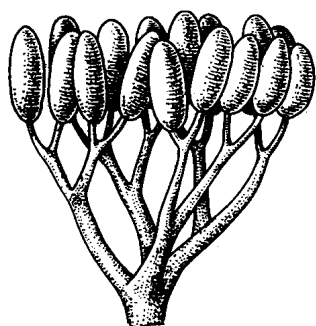


Рис. 268. *Hededia* sp.

на исследованиях Г. Меркера, который на шлифах подземных частей обнаружил структуры, подобные архегонию с прорастающим зародышем. Следовательно, горизонтальные подземные части растений являются не ризоидами, а гаметофитами, выполняющими функции корней спорофитов. Однако это мнение не является общепринятым.

Из других представителей класса известны Гедея (*Hededia* sp., рис. 268) и Ярравия (*Yarravia* sp., рис. 269). Эти два рода показательны тем, что демонстрируют направление эволюционной трансформации

спороносных структур, проявляющих тенденцию к сближению спорангиев и их срастанию. У Гедеи спорангии собраны в пучки, внешне напоминающие соцветие щиток, у Ярравии спорангии срастаются в синангий, причём у некоторых видов синангии располагаются на укороченных отстоящих веточках, то есть кажутся боковыми (рис 269,3).

КЛАСС ПСИЛОТОВИДНЫЕ - *PSILOTOPSIDA*

Олиготипный таксон ныне живущих растений, представленный всего лишь двумя родами: Псилот (*Psilotum*) и Тмезиптерис (*Tmesipteris*). Это эпифиты, растущие на стволах пальм и древовидных папоротников, иногда на перегнойной почве и в трещинах скал. Растения лишены корней, их подземные органы представляют собой длинное разветвленное образование, покрытое многочисленными ризоидами. Этот признак сближает Псилотовидных с Риниевидными. Есть у них и целый ряд других признаков, свойственных Риниевидным - дихотомическое ветвление, отсутствие проводящей системы в тонких ризоидах, наличие протостели в толстых ризоидах и в стебле (у Тмезиптериса - сифоностель), примитивное строение устьиц - без побочных клеток (как у Ринии). Гаметофит крупный, до 2 см длиной, развивается в трещинах скал, в трещинах коры и под землей, дихотомически ветвится, лишен хлорофилла. Питается сапрофитным путем при посредстве симбиотических грибов, проникающих через ризоиды почти во все клетки. У тетраплоидной формы Псилота обнаружен гаметофит со слабо развитой протостелью. Антеридии и архегонии рассеяны по всей поверхности гаметофита. Сперматозоиды спиральные, многожгутиковые. Архегонии погружённые, с короткой выступающей шейкой, которая по созревании яйцеклетки отпадает.

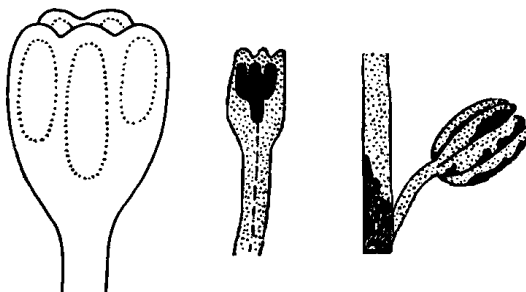


Рис. 269. 1 - схема строения синангия *Yarravia* sp.; 2 - синангий *Yarravia oblonga*; 3 - синангий *Y. subsphaerica*

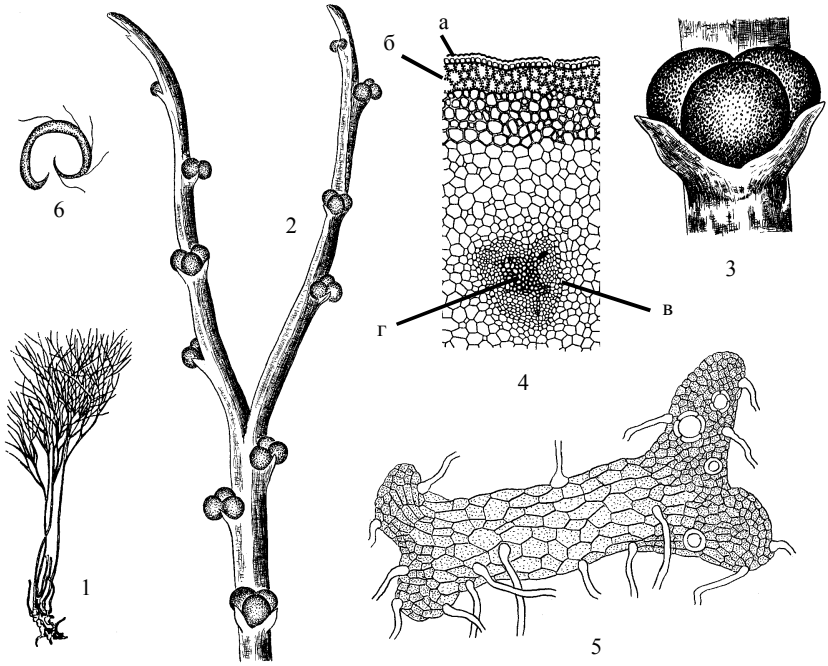


Рис. 270. *Psilotum nudum*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега с синангиями; 3 - синангий; 4 - часть стебля в разрезе (а - эпидермис; б - хлоренхима; в - флоэма; г - ксилема); 5 - гаметофит; 6 - сперматозоид

Образующийся в результате оплодотворения зародыш состоит из стебля и ножки, внедряющейся в ткань гаметофита. Ни корни, ни первичного листа зародыш не имеет, при его прорастании развивается сначала корневище (ризоид), на котором возникают надземные побеги.

Род Псилот распространен в тропических странах обоих полушарий и представлен двумя видами. Наиболее известен Псилот голый (*Psilotum nudum*, рис. 270), широко распространенный в комнатной культуре. На стебле, достигающем в длину 100 см, расположены мелкие листовидные придатки, лишенные устьиц и жилок. Спороносные органы - трехкамерные синангии, располагающиеся по бокам стебля на верхушках коротких веточек, несущих у основания вильчатый придаток. Эта веточка обычно короткая и синангий кажется пазушным. Нередко она более или менее удлинена, а иногда очень сильно и лишена придатка, тогда синангии располагаются на верхушках дихотомически ветвящихся ветвей, как у Ярравии. В некоторых случаях, как аномальное явление, ножка синангия повторно дихотомически ветвится, и каждая ветвь несёт синангий. Среди культивируемых видов есть формы, совершенно лишённые боковых выростов, а синангии имеют больше трёх камер и расположены на вершинах ветвей. Такие формы практически ничем не отличаются от Ярравии.

Род Тмезиптерис насчитывает 10 видов, распространенных в Австралии и Юго-Восточной Азии. Стебель чаще всего неразветвленный или однажды дихотомирован, как у Тмезиптериса таннинского (*Tmesipteris tannensis*, рис. 271), достигает 25 см длины, висячий. В

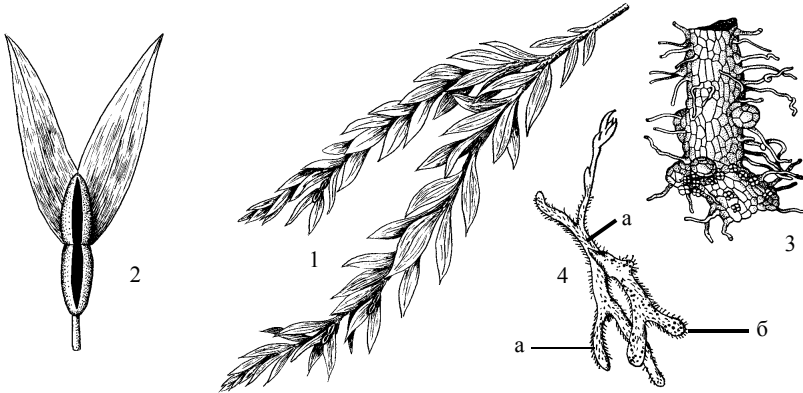


Рис. 271. *Tmesipteris tannensis*: 1 - внешний вид; 2 - синангий; 3 - гаметофит; 4 - молодой спорофит на гаметофите (а - спорофит; б - гаметофит)

нижней части стебля располагаются недоразвитые листовидные придатки, также лишённые устьиц и жилок. Остальная часть стебля покрыта уплощёнными латерально (в вертикальной плоскости) и нисходящими на стебель ланцетными или эллиптическими пластинками, имеющими одну центральную жилку и покрытыми с обеих сторон устьицами, кроме самой верхушки, где нет устьиц и куда не заходит жилка. Предположительно эти "листья" являются филлокладиями, возникшими вследствие неравной дихотомии и уплощения укороченного бокового побега, чешуевидные же выросты имеют энациальную природу. Предполагается также, что верхушка филлокладия, куда не заходит жилка и где нет устьиц, также является энацием, что подтверждает стеблевую природу "листьев". В стебле имеются листовые следы, в центральном цилиндре, середина которого занята паренхимой - листовые прорывы. Синангии состоят из двух камер, расположены на ножке (конечные), прикрыты дихотомически разветвленным листовидным образованием. Гаметофит имеет червеобразную форму, дихотомически ветвится. Развивающийся спорофит образует первоначально дихотомически разветвлённое с верхней и нижней сторон тельце и долго соединён с гаметофитом, внешне от него не отличаясь. При дальнейшем развитии из верхней части тельца возникают надземные побеги, из нижней - корневища. На основании этих отличий некоторые исследователи придают Тмезиптерису ранг класса (*Tmesipteropsida*).

КЛАСС УЖОВНИКОВИДНЫЕ - *OPHIOGLOSSOPSIDA*

Современная систематика относит Ужовниковидные к отделу Папоротникообразных. Однако целый комплекс отличительных особенностей позволяет рассматривать этот таксон как самостоятельную ветвь эволюции, берущую начало от первых поселенцев суши. В первую очередь, это дихотомическое ветвление наземного побега, отсутствие улиткообразного почкосошения, характерного для папоротников, и ряд других признаков. На ранних этапах развития спорангии напоминают верхушку стебля Риниеобразных, на их боковых стенках и на ножках присутствуют устьица. Ужовниковидные имеют наивысшее число хромосом среди растений - от 90 до 1320.

Класс Ужовниковидные включает один порядок (*Ophioglossales*) с одним семейством (*Ophioglossaceae*), представленным тремя родами - Ужовник (*Ophioglossum*), Гроздовник (*Botrychium*) и Червеколосьник (*Helminthostachys*). Это многолетние, иногда вечнозелёные травянистые растения, растущие на рыхлой и влажной почве в лесах и на открытых местах, некоторые тропические виды являются эпифитами.

Род Ужовник (*Ophioglossum*) насчитывает около 45 видов, обитающих, главным образом, в тропических странах, где встречаются и эпифитные формы. В умеренных областях северного полушария широко распространен Ужовник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum*, рис. 272). Тело Ужовника представлено подземным горизонтальным корневищем и надземным ветричальным побегом, разделенным на две части - спороносную и стерильную. Стерильная часть имеет вид цельной овальной листовой пластинки, спороносная часть несет "колосок" с двумя рядами спорангиев. Спорангии каждого ряда срослись между собой, образовав синангии. Проводящая система - сифоностель. От корневища

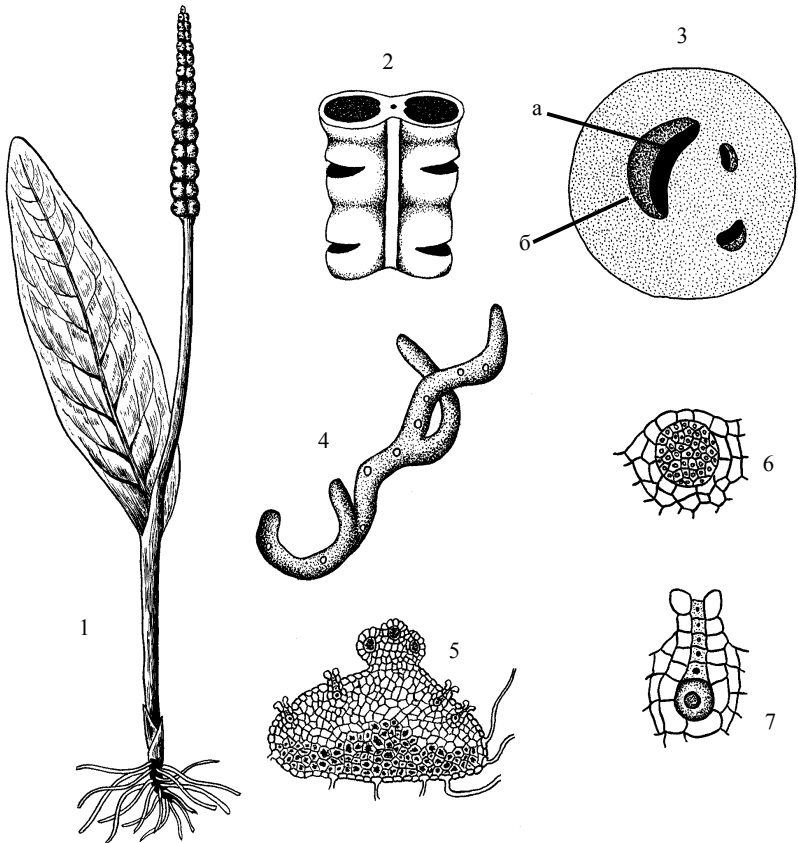


Рис. 272. *Ophioglossum vulgatum*: 1 - внешний вид; 2 - часть синангия; 3 - стебель в разрезе (а - ксилема; б - флоэма); 4 - гаметофит; 5 - гаметофит в разрезе; 6 - антеридий; 7 - архегоний

отходят толстые мясистые корни, содержащие в коре микоризу. На корневище у основания надземного побега имеется почка, в которой находятся зачаточные побеги. Каждый надземный побег развивается в течение 4-5 лет. Медленный рост - это особенность Ужовниковидных. Другой характерной особенностью является наличие особых влагалищ, прикрывающих почку, и отсутствие улиткообразного закручивания в почкосложении. Ужовник - равноспоровое растение. Спорангии толстостенные, содержат большое количество спор - от 1500 до 15000 в каждом, не имеют кольца и открываются поперечной щелью. Споры прорастают после длительного периода покоя. Гаметофит подземный, цилиндрический, дихотомически ветвящийся, с микоризой, похож на гаметофит Псилотовидных. Он растёт за счет верхушечной меристемы и созревает через 10-20 лет, достигая в длину 6 см при диаметре 1 мм. На нем образуются многочисленные антеридии и архегонии. Сперматозоиды многожгутиковые. После оплодотворения зародыш развивается очень медленно. Для полного развития из зародыша растению требуется 5-6 лет. Некоторые Ужовники способны размножаться вегетативно, новые побеги у них появляются из почек, образующихся в подземной части.

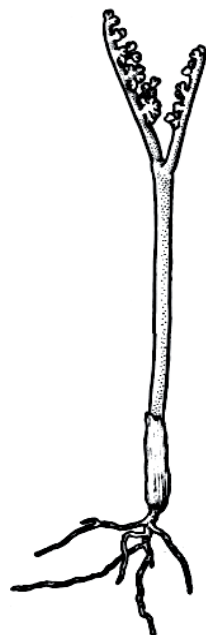


Рис. 273. *Botrychium paradoxum*

Род Гроздовник насчитывает около 35 видов, распространенных по всей Земле. Один из видов этого рода имеет морфологические признаки, свойственные Риниеобразным. Это Гроздовник парадоксальный (*Botrychium paradoxum*, рис. 273), растущий в Северной Америке. Его дихотомически ветвящийся стебель напоминает стебель первых наземных растений. Он разветвляется на два разной длины побега и каждый является фертильным, несёт спорангии.

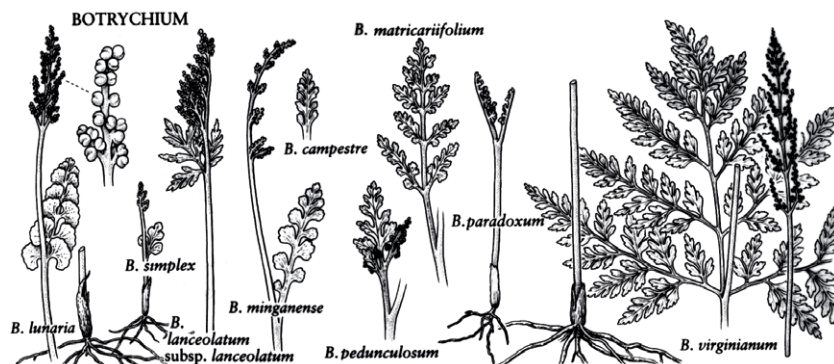


Рис. 274. Виды рода *Botrychium* с различной степенью рассечённости фотосинтезирующей части побега

Функцию фотосинтеза выполняет стебель. У других видов этого рода одна из боковых ветвей плоская, листоподобная, в различной степени рассечённая, выполняет функцию фотосинтеза, в то время как вторая ветвь является спорангиеносной (рис. 274). У широко распространённого в умеренной зоне Гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria*, рис. 274) стерильная часть рассечена на сегменты, а спорангии сидят на ножках, не сросшиеся. В стебле имеется кольцо камбия, он способен к вторичному утолщению (что не свойственно папоротникам). Гаметофит дорсивентральный, яйцевидный.

Род Червеколосьник (*Helminthostachys*) монотипный, представлен одним видом - Червеколосьник цейлонский (*Helminthostachis zeylanica*, рис. 275), встречающимся в тропических лесах Юго-Восточной Азии. Растение вечнозелёное, его стерильная часть дважды-трижды рассечена на ланцетные сегменты, а спорангии в "колосе" сидят на веточках по три. Веточка заканчивается тройчатым листовидным придатком.

Гаметофит короткий, в нижней части лопастный, в верхней, несущей гаметангии, - цилиндрический.

Систематическое положение древнейших ископаемых растений не является окончательно разработанным. Основная причина - относительно малое количество признаков, присущих примитивным наземным таксонам. Еще совсем недавно в систематике высших растений существовал отдел Псилофитообразные (*Psilophyta*). То, что этот отдел искусственный, понимали многие исследователи, поскольку между некоторыми таксонами проследить родственные связи очень трудно. Постепенно из этого отдела отдельные виды переносились в другие отделы (например, - Астероксилон, Дрепанофигус, Зостерофиллум, Госслингия - в отдел Плаунообразные; Гиения, Псилофитон - в отдел Хвощеобразные и т.д.). Собственно Риниеобразные представляют собой древнейшие растения с конечными спорангиями и дихотомическим ветвлением, полностью лишённые каких-либо выростов стебля (афилльная линия эволюции растений), лишь у Псилотовидных появляются чешуевидные энациальные образования. Эволюция генеративных структур внутри группы шла по пути сближения и срастания спорангиев. Эта тенденция явно прослеживается в классе *Rhyniopsida*, синангии присущи всем представителям класса *Psilotopsida*, и эта же тенденция проявляется в классе *Ophioglossopsida*: в процессе эволюции спорангии сближались и срастались в синангии, имевшие первоначально расположение на верхушках побегов, а затем путём неравной дихотомии занявшие боковое положение.

Филогенетические связи Риниеобразных приведены на рисунке 276. Наиболее близкими в родственном отношении таксонами являются классы *Rhyniopsida* и *Psilotopsida*, имеющие много общих сходных признаков. Более обособленно стоят *Ophioglossopsida*, в эволюционном плане более высоко организованные, что проявляется в разделении функций теломов на спорангиеносную и фотосинтезирующую,

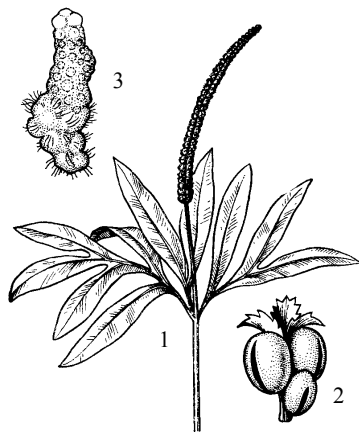


Рис. 275. *Helminthostachis zeylanica*: 1 - внешний вид; 2 - спорангии; 3 - гаметофит

появлению сердцевины в проводящей системе, приспособленность многих представителей к сезонному климату (наличие почек возобновления). Все эти признаки свидетельствуют о родстве Ужовниковидных не с Папоротникообразными, а с Риниеобразными.

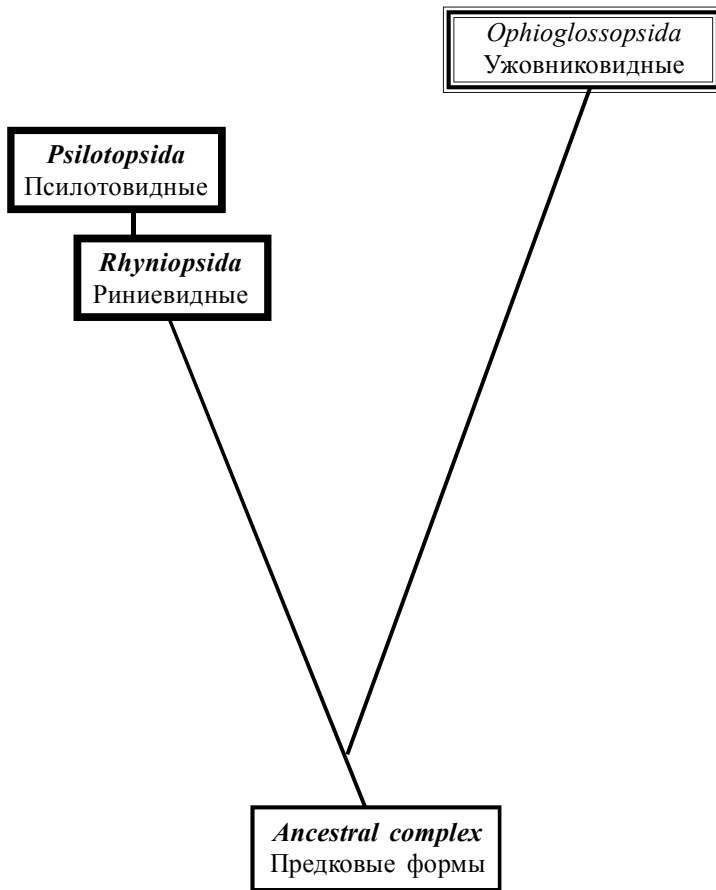


Рис. 276. Схема филогенетических отношений Риниеобразных - *Rhyniophyta*

ОТДЕЛ ПЛАУНООБРАЗНЫЕ - *LYCOPODIOPHYTA*

Плаунообразные являются представителями одной из древнейших эволюционных линий развития высших растений, берущей начало в верхнем силуре - нижнем девоне, прошедшей в своём становлении практически все уровни организации - от афильного равноспоровых растений до пятикратного раздельнолепестного покрытосеменных. В начальных этапах формирования таксона проявляется принадлежность Плаунообразных к микрофильной линии эволюции высших растений, когда листья образуются путём эпигении и представляют собой выросты стебля - энации, в которые заходит проводящий пучок, а проводящий цилиндр изменяется от протостели через актиностель к плектостели (у отдельных представителей известна сифоностель). Второй особенностью отдела является изначально боковое расположение спорангиев, в процессе эволюции переходящих на спорофиллы и формирующих спороносные зоны - стробилы. Стробилирная структура генеративных органов спорофита хорошо выражена у современных и ископаемых равно- и разноспоровых, голосеменных, в меньшей степени у покрытосеменных (серёжковидные и початковидные "соцветия") представителей отдела.

В системе, принятой в настоящем издании, отдел включает 7 классов:

- Класс Плауновидные - *Lycopodiopsida*
- Класс Полушниковидные - *Isoëtopsida*
- Класс Кордаитантовидные - *Cordaitanthopsida*
- Класс Сосновидные - *Pinopsida*
- Класс Ивовидные - *Salicopsida*
- Класс Мириковидные - *Myricopsida*
- Класс Переченовидные - *Piperopsida*

КЛАСС ПЛАУНОВИДНЫЕ - *LYCOPODIOPSIDA*

Объединяет равноспоровые, дихотомически ветвящиеся растения с обоеполоыми, массивными гаметофитами. Спорангии располагаются непосредственно на стебле или на спорофиллах. Последние могут не отличаться от фотосинтезирующих листьев и располагаться беспорядочно, или быть собранными в спороносные "колоски". Класс подразделяется на 4 порядка: Зостерофиллоподобные (*Zosterophyllales*), Астероксиллоподобные (*Asteroxylales*), Протолепидодендронподобные (*Protolpidodendrales*) и Плауноподобные (*Lycopodiales*). Это подразделение носит достаточно условный характер, поскольку многие виды могут сочетать в себе признаки разных порядков и достаточно чётко демонстрируют постепенные эволюционные преобразования вегетативных и генеративных структур.

Порядок Зостерофиллоподобные - *Zosterophyllales*

Представлен небольшой группой ранне- и среднедевонских растений, отличающихся афильностью. Раннедевонский род Зостерофиллум (*Zosterophyllum sp.*, рис. 277) был широко распространён в Европе, Западной Сибири, Китае, Северной Америке, Австралии. Это были маленькие, дихотомически ветвящиеся растения с тонкими ризоидами и более сильно развитой протостелью. Трахеиды имели лестничные утолщения. Стебли покрывал толстый слой кутикулы, под эпидермисом находились толстые субэпидермальные клетки. Зостерофиллум по всей вероятности был галофитом, то есть произрастал в засоленных местообитаниях или был погружён нижней частью в солёную воду, по

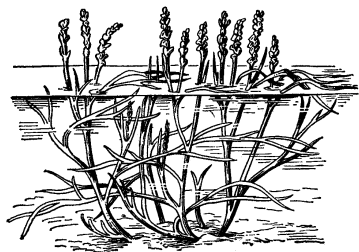


Рис. 277. *Zosterophyllum* sp.

этой причине имел ксероморфные признаки. Спорангии имели почковидную форму, короткую ножку и располагались в колосовидных собраниях, раскрывались верхушечной щелью на две неравные части. У рода Госслингия (*Gosslingia* sp., рис. 278) спорангии были более или менее равномерно рассеяны на главных и боковых осях. Растения достигали в высоту 50 см, подземный орган был представлен дихотомически ветвящимся ризоидомом, а верхушки молодых ветвей улиткообразно закручивались. На стебле на некотором расстоянии от места ветвления находились небольшие бугорки, в каждый из которых входил проводящий пучок.

Порядок Астероксилородные - *Asteroxylales*

Порядок объединяет виды, имеющие в разной степени развитые знации. Это также ископаемые таксоны, вымершие около 400 млн. лет назад. В ископаемом состоянии встречаются вместе с Ринией и Горнеофитом. Род Астероксилон (*Asteroxylon* sp., рис. 279,1) известен из среднедевонских отложений Европы и Китая. Это были травянистые растения до 1 м в высоту, на стебле которых имелись выросты - знации. Эти примитивные листья были мелкими, шиловидными, имели в основании жилку, которая не доходила до верхушки. На стебле и листьях устьиц не было. Подземная часть в виде горизонтального дихотомически ветвящегося ризоида не имела корневых волосков. Стебли дихотомически ветвились, проводящая система представляла собой актиностель, переходящую в основании в сифоностель. Мощная кора имела воздушные полости и многочисленные листовые следы. Спорангии имели боковое положение и не связаны с знациями. У других представителей порядка знации значительно мельче. Так, у Каулангиофитона безиглого (*Kaulangiophyton akantha*, рис. 279,2) спорангии сидели на ножках на боковой поверхности приподнимающихся побегов, имеющих очень маленькие выросты. У Содонии украшенной (*Sawdonia ornata*, рис. 279,3) спорангии такого же типа располагались так же, но выросты стебля крупнее. У Астероксилона выросты стебля вполне листоподобные.

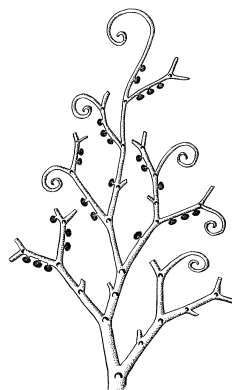


Рис. 278. *Gosslingia* sp.

Порядок Протолепидодендроподобные - *Protolepidodendrales*

Также целиком ископаемая группа растений, жившая одновременно с Риниофитами. Внешние признаки этих растений такие же, как и у предыдущего порядка - актиностель, дихотомия, знации, равноспоровость. Отличительной особенностью является наличие дихотомически ветвящихся листьев, у которых средняя жилка доходит до верхушки, и упорядоченное расположение спорангиев - в пазухе листа или перемещение его на лист (появление спорофиллов). У девонского рода Дрепанофигус (*Drepanophycus* sp., рис. 280,2), достигавшего в

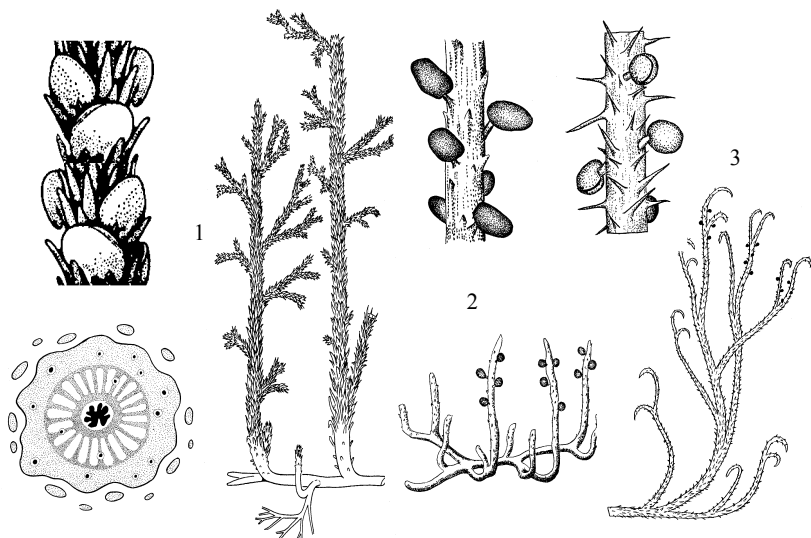


Рис. 279. Астероксиллоподобные: 1 - *Asteroxylon* sp.; 2 - *Kaulangiophyton akantha*; 3 - *Sawdonia ornata*

высоту 70 см, спорангии были расположены на верхней поверхности листа у его основания. Стерильные листья были игловидными, расположены на стебле беспорядочно. У Протолепидодендрона (*Protolepidodendron* sp., рис. 280,1) листья на верхушке дихотомически ветвились и располагались на стебле спирально. Спорангии также лежали у основания листа, который не отличался от обычных вегетативных листьев. Большой интерес представляет нижнедевонский род Барагванатия (*Barragwanathia longifolia*, рис. 281), найденный в Австралии. Это были крупные растения более 1 м высоты при диаметре

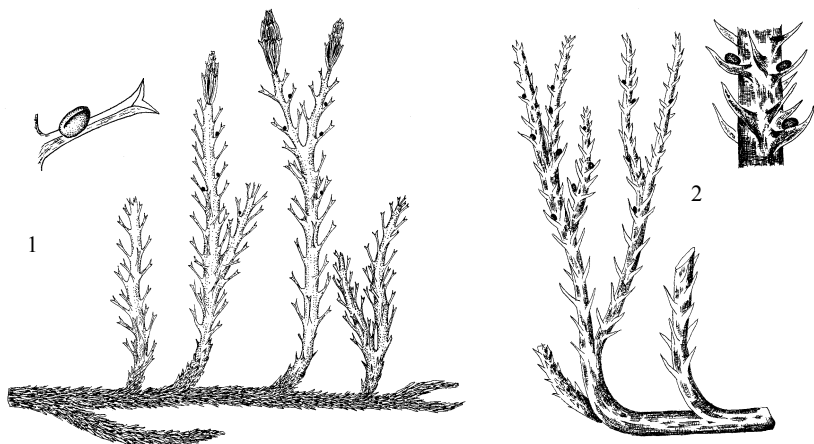


Рис. 280. Протолепидодендроноподобные: 1 - *Protolepidodendron* sp.; 2 - *Drepanophycus* sp.

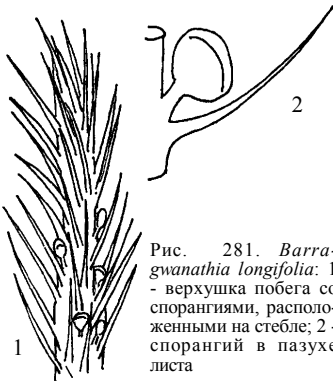


Рис. 281. *Barragwanathia longifolia*: 1 - верхушка побега со спорангиями, расположенными на стебле; 2 - спорангий в пазухе листа

ствола 6,5 см, причём на долю ксилемы приходилось 1/5 объёма стебля. Дихотомически ветвящиеся побеги были покрыты узкими (до 1 мм) листьями, достигавшими в длину 4 см, некоторые из которых на верхушке дихотомически ветвились. На побегах среди вегетативных листьев имелась спороносная зона, хотя чётко выраженных стробиллов ещё не было. Спорангии располагались на стебле и в пазухах спорофиллов.

Порядок Плауноподобные - *Lycopodiales*

Порядок представлен ныне живущими многолетними травянистыми вечнозелеными растениями, распространёнными преимущественно во влажных тропических и субтропических областях. Небольшое число видов произрастает в условиях умеренного и умеренно холодного климата. Гаметофиты обоеполые, мясистые, подземные, сапрофитные или полусапрофитные, созревающие в течение 1-15 лет. Порядок содержит одно семейство - Плауновые (*Lycopodiaceae*) с несколькими родами.

Род Филлоглоссум (*Phylloglossum*) монотипный, представлен одним видом - Филлоглоссум Друммонда (*Phylloglossum drummondii*, рис. 282), распространённым на юге Австралии и в Новой Зеландии. Это маленький клубневидный многолетник высотой в несколько см. От верхней части клубня отходит пучок листьев, похожих на языки, 1-3 корня и ножка, кончик которой в конце зимы преобразуется в новый клубень. Старый клубень и все надземные части при этом отмирают. Зрелое растение образует спороносный колосок, сидящий на голой ножке. Проводящая система - сифоностель, которая хорошо выражена в основании ножки, а в средней и верхней частях распадается на отдельные пучки. Вегетативное размножение с помощью листочков, которые отламываются и укореняются ножкой, образуя клубенек. Бесполое размножение при помощи спор, образующихся в почковидных спорангиях. Гаметофит надземный, цилиндрический, 2-6 мм длины. Молодой спорофит первые три года образует по одному листу.

Филлоглоссум относится к группе т.н. пиррофитов - растений, приспособленных к жизни в местах с периодически повторяющимися пожарами. Если травянистый покров и ветошь в течение многих лет не выгорают, Филлоглоссум в этом месте исчезает.

Виды рода Плаун (*Lycos-*

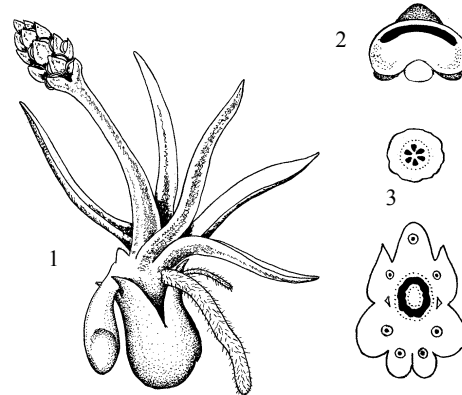


Рис. 282. *Phylloglossum drummondii*: 1 - внешний вид; 2 - спорофилл со спорангием; 3 - поперечные срезы ножки спороносного колоска в верхней и нижней частях

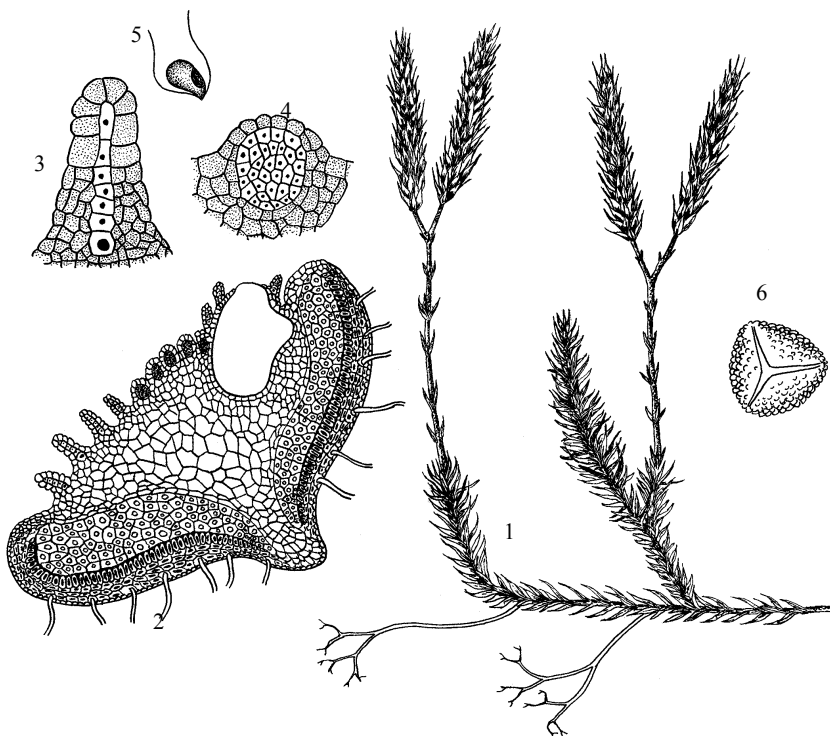


Рис. 283. *Lycopodium clavatum*: 1 - внешний вид; 2 - гаметофит в разрезе; 3 - архегоний; 4 - антеридий; 5 - сперматозоид; 6 - спора.

podium) обладают неравнодихотомическим ветвлением, при котором возникают главная ось - ползучий стебель и боковые побеги с ограниченным ростом. В Голарктике распространен Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*, рис. 283), длина ползучих побегов которого может достигать 10 м. Листья мелкие, шиловидные, со средней жилкой, расположены на стебле по спирали. Проводящая система при формировании стебля меняется - у молодого растения в самом основании стебля сначала образуется протостель, несколько выше - актиностель и ещё выше - плектостель. У некоторых тропических видов протостель и актиностель сохраняются в течение всей жизни. В ползучих побегах обычно имеются гифы почвенных грибов.

Спорангии располагаются в пазухе спорофиллов, собранных в спороносный колосок. У Плауна булавовидного колоски располагаются на концах голых побегов, покрытых редкими чешуевидными выростами, у Плауна годичного (*Lycopodium annotinum*, рис. 284) - на концах полностью олиственных побегов. Спорангии имеют почковидную форму и вскрываются продольным швом. У плаунов два типа прорастания спор - надземное и подземное. Спора, попавшая под землю, развивается в гаметофит в течение 6-16 лет. Гаметофит после оплодотворения долго не отмирает и в течение нескольких лет питает спорофит благодаря сапрофитному образу жизни. На поверхности почвы спора прорастает в

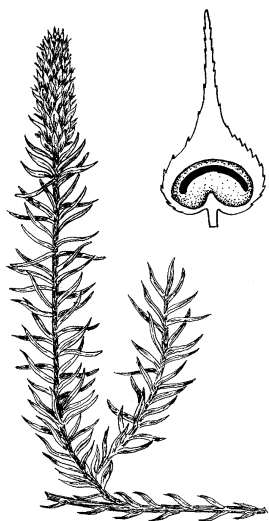


Рис. 284. *Lycopodium annotinum*

течение нескольких дней и дает надземный гаметофит, развивающийся в течение одного сезона. После оплодотворения он быстро погибает. Гаметофит плаунов обоеполюй, архегонии с длинной шейкой, сперматозоиды двужгутиковые. Из зиготы образуется зародыш, нижняя часть которого клубневидно расширяется, образуя протокорм, а из верхней части формируется почка, дающая начало побегу с корнями. Таким образом, зародыш плаунов не имеет зародышевого корешка, их корни считаются первичнопридаточными. Детальное изучение онтогенеза показывает, что новые корни возникают только из меристемы апекса побега. При её дихотомировании стебель и корень возникают одновременно как зачатки двух равноценных органов, что подтверждается сходством анатомического строения стебля и базальной части корня (по мере заглубления корня в почву его анатомическое строение меняется в связи со средой обитания). Если корень формируется на плагитропном побеге, то он сразу углубляется в почву и внешне выглядит как

придаточный корень. Если же он возникает на вершине ортотропного побега, то он проходит по коре вдоль всего побега и выходит наружу у самого его основания. Растения не способны образовывать заново на уже сформировавшемся побеге придаточные корни и погибают при нарушении корневой системы.

Род Баранец (*Huperzia*) отличается отсутствием спороносного колоска, спорангии помещаются на спорофиллах, не отличающихся от обыкновенных листьев. На верхушках побегов образуются выводковые почки, которые по созревании опадают и прорастают в новое растение. У широко распространенного Баранца обыкновенного (*Huperzia selago*, рис. 285) гаметофит частично скрыт в земле, при этом его надземная часть способна фотосинтезировать, а подземная бесцветная, обеспечивает водоснабжение.

Род Дифазийум (*Diphasium sp.*, рис. 286) отличается мелкими, супротивно расположенными листьями, спороносные колоски располагаются как у Плауна булавовидного.

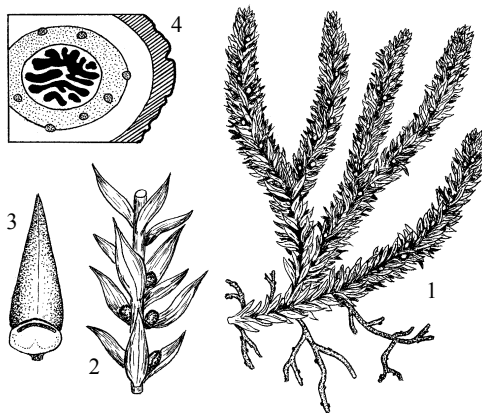


Рис. 285. *Huperzia selago*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега со спорофиллами и трофофиллами; 3 - спорофилл со спорангием; 4 - поперечный срез стебля

КЛАСС ПОЛУШНИКОВИДНЫЕ - ISOËTOPSIDA

Представители этого класса наибольшего расцвета достигли в каменноугольном периоде, и в конце палеозоя все древовидные формы вымерли, их остатки образовали мощные залежи каменного угля. В настоящее время класс представлен небольшим числом видов, участие которых в сложении растительного покрова Земли незначительно. Все представители класса - разноспоровые растения. Класс включает три порядка: Селагинеллоподобные (*Selaginellales*), Лепидодендроподобные (*Lepidodendrales*) и Полушниковидные (*Isoëtales*).

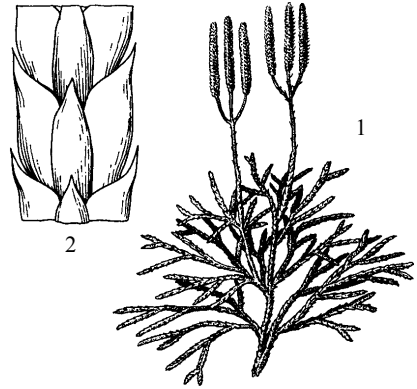


Рис. 286. *Diphasium* sp.: 1 - внешний вид, 2 - часть олиственного стебля

Порядок Селагинеллоподобные - *Selaginellales*

Представлен многолетними травянистыми растениями с цельными листьями. Основание листа расширено и образует подушечку, пронизанную системой межклетников, связанной с аэренхимой стебля. У расширенного основания листа находится язычок - лигула, к которой подходят трахеиды (рис. 287). У вегетативных листьев лигула засыхает и отмирает, сохраняется лишь на спорофиллах. Подземная часть - ризофор, имеющий анатомическое строение стеблевого типа, возникающий, как и стебель, экзогенно, и не имеющий на вершине чехлика. На ризофоре эндогенно образуются корни, часто обильно ветвящиеся.

Стебель покрыт слабо кутинизированным эпидермисом без устьиц. Основную массу стебля составляет кора, состоящая из периферической механической ткани и внутренней паренхимной. Внутренняя кора в стеблях и корнях образует трабекулярную ткань с радиальными участками аэренхимы, связанной с аэренхимой подушечки листа, что создаёт единую вентиляционную систему вдоль всего растения. С этим связано отсутствие устьиц, функцию которых берёт на себя аэрационная система. Стель различных видов варьирует от протостели (рис. 288) до эктофлойной сифоностели. У некоторых видов формируется полициклическая сифоностель, представляющая собой несколько цилиндров сифоностели, вставленных один в другой и разделённых слоями паренхимы. Ксилема представлена трахеидами, но у некоторых видов имеются сосуды, состоящие из коротких члеников.

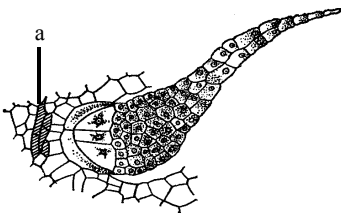


Рис. 287. Язычок в лигульной ямке (а - трахеиды)

Спороангии располагаются на спорофиллах, собранных в спороносный колосок. Гаметофиты раздельнополюе, мелкие, развиваются в течение года, не покидая споровой оболочки. Сперматозоиды двужгутиковые.

Порядок монотипный, включает

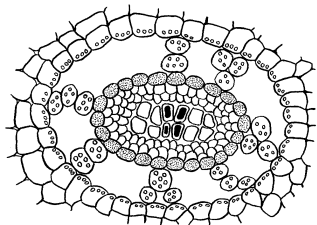


Рис. 288. Простель на трахеулах в стебле *Selaginella* sp.

одно семейство Селагинелловые (*Selaginellaceae*) и один род - Селагинелла (*Selaginella*), насчитывающий около 700 видов дихотомически ветвящихся травянистых растений, обитающих в тенистых местах. Род делится на две неравные группы. Небольшая часть видов обладает радиально-симметричными побегами со спиральным расположением листьев, как, например, у Селагинеллы плаунковой (*Selaginella selaginelloides*, рис.289,2).

У большей части видов побеги дорсивентральные и несут четырехрядно расположенные листья - два ряда мелких и два ряда крупных, как у Селагинеллы швейцарской (*Selaginella helvetica*, рис. 289,1).

Спороносные колоски несут спорангии двух типов - микроспорангии, расположенные обычно в верхней части колоска, и макроспорангии, расположенные в нижней части. В микроспорангиях образуется большое количество микроспор, которые при прорастании формируют сильно редуцированные мужские гаметофиты, не покидающие оболочки спор. Вегетативная часть такого гаметофита представлена одной проталлиальной клеткой, все остальное пространство занимает антеридий, состоящий из обкладки и 2-4 сперматогенных клеток (рис.290,3). На этой стадии развития споры высыпаются из спорангиев, и их дальнейшее развитие идет на земле. Из сперматогенных клеток образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов, все другие клетки ослизируются и сперматозоиды плавают в общей плазме. В макроспорангиях формируются макроспоры в количестве 1-4, которые при созревании высыпаются из спорангиев, и развитие гаметофита идет на земле. Сначала делится ядро макроспоры и между ядрами образуются перегородки. В верхней части происходит энергичное деление клеток и оболочка споры лопается, гаметофит выступает наружу. Здесь появляются

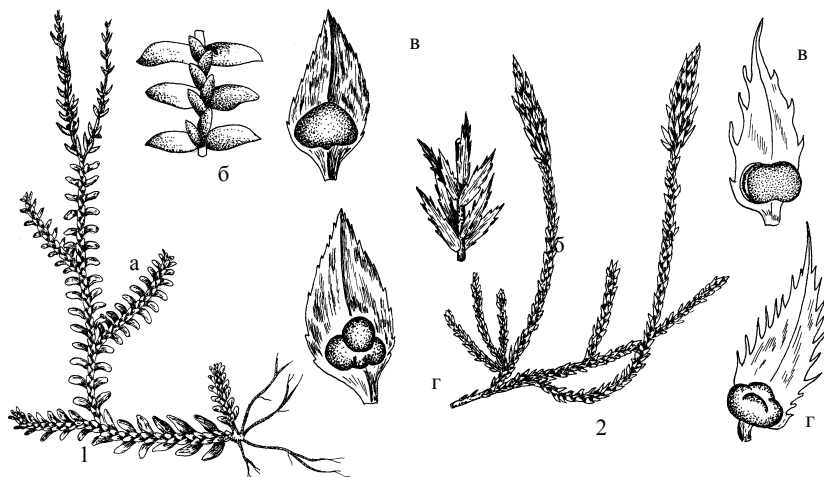


Рис. 289. 1 - *Selaginella helvetica*; 2 - *S. selaginelloides* (а - внешний вид; б - часть олистивного побега; в - микроспорофилл с микроспорангием; г - макроспорофилл с макроспорангием)

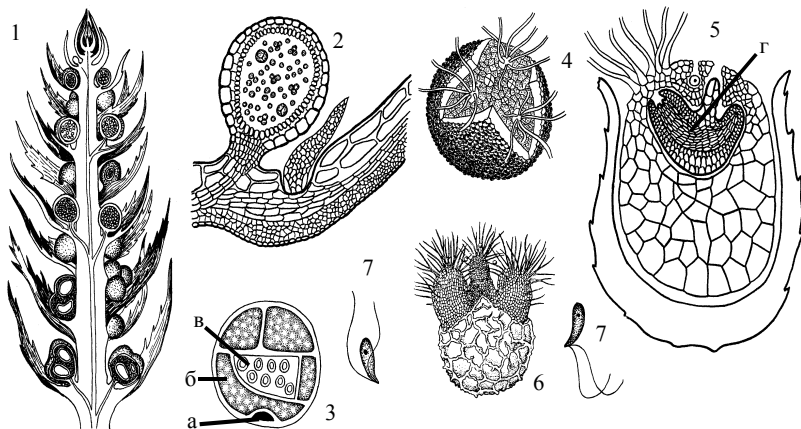


Рис. 290. 1 - *Selaginella selaginelloides*: 1 - споросный колосок с макро- и микроспорангиями; 2 - часть микроспорофилла с микроспорангием и язычком; 3 - мужской гаметофит под оболочкой микроспоры (а - проталлиальная клетка; б - оболочка; в - сперматогенные клетки); 4 - женский гаметофит в макроспоре; 5 - женский гаметофит в разрезе (г - зародыш); 6 - трёхлопастный женский гаметофит с микроспорами на ризоидах; 7 - сперматозоид

археогонии, ткань зеленеет, на поверхности гаметофита формируются бугорки с пучком длинных ризоидов, и гаметофит может пытаться самостоятельно. Иногда гаметофит сильно разрастается и выступает тремя лопастями за пределы оболочки споры (рис. 290, 6). Оплодотворение происходит во время дождя. Из зиготы развивается зародыш, который первое время питается тканью гаметофита. У некоторых селлагинелл проросшие микроспоры переносятся ветром на макроспорангии, а макроспоры не покидают спорангия. В этом случае ризоиды выполняют функцию улавливания пыльцы, оплодотворение и развитие зародыша происходит на материнском растении под защитой стенки мегаспорангия. Этот процесс напоминает опыление и образование семени у семенных растений.

В ископаемом состоянии известны семенные селлагинеллы. Так, у палеозойской Миадесмии (*Miadesmia*, рис. 291) макроспоры развивались внутри спорангия, который был прикрыт выростами спорофилла, образующими микропиле.

Порядок Лепидодендроподобные - *Lepidodendrales*

Включает ископаемые древесные растения, объединённые в два семейства.

Семейство Лепидодендровые (*Lepidodendraceae*) представлено верхнедевонскими и карбоновыми видами, занимавшими, особенно в карбоне, ведущее положение в развитии растительности Земли.

Наиболее распространёнными были представители рода Лепидодендрон (*Lepidodendron sp.*, рис. 292) которые обладали колонновидными стволами до 45 м высоты и 2 м в диаметре. Основную часть стебля занимала кора. Крона формировалась из многочисленных дихотомически ветвящихся ветвей. В молодых стеблях в центре располагалась эктофлюидная сифоностель, реже протостель. В стебле закладывалось два кольца камбия - в проводящем цилиндре и в коре, причём камбий проводящего цилиндра продуцировал незначительное

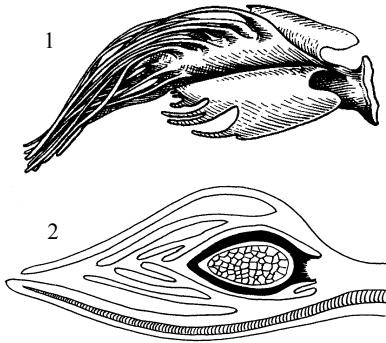


Рис. 291. *Miadesmia membranacea*: 1 - интегументоподобный мегаспорофилл; 2 - он же в разрезе с мегаспорангием

количество вторичной ксилемы (не более 15-20% от объема стебля). Коровый камбий, активно делясь, откладывал к периферии мощный слой механической ткани (80%), которая выполняла опорную функцию (рис. 293).

Листья молодых растений достигали 1 м длины. По мере роста стебля листья опадали, оставляя на стебле следы - листовые подушки. Они имели ромбическую форму, возвышались над поверхностью ствола, образовывали правильные ряды. На листовой подушке хорошо заметны следы от опавшего язычка, от жилки листа и два парных следа ткани, называемой парихнос.

Устьица располагались на нижней

поверхности листьев в двух продольных углублениях, благодаря чему испарение воды во влажной атмосфере не прерывалось, что имело большое значение для поддержания восходящего тока воды. Этому же способствовала и деятельность язычков, выделяющих воду, поставляемую к их основанию мощным пучком ксилемы. Газообмен с окружающей средой осуществлялся не только через устьица, но и через парихны.

Существует предположение, что язычки выполняли не выделяющую, а поглощающую функцию. При конденсации воды она скапливалась в лигульной ямке, где и поглощалась лигулой. В этом проявлялась высокая специализация растений к условиям влажного климата каменноугольного периода. Произошедшее в перми значительное уменьшение влажности способствовало вымиранию лепидодендронов, слабо развитая корневая система и ксилема которых не смогли справиться с водоснабжением крупных растений, а через язычки вода уже не поступала.

Подземные органы - ризофоры (стигмариин) несли спирально расположенные всасывающие органы - аппендиксы, после опадания которых оставались округлые рубчики. Аппендиксы представляли собой полые органы с проводящим протостелическим пучком, подвешенным на трабекуле к стенке (рис.292,11).

Органы спороношения - стробилы располагались на концах ветвей, достигали 50 см в длину и 5 см в диаметре. В нижней части стробилов располагались макроспорангии, в верхней части - микроспорангии. У рода Лепидокарпон (*Lepidocarpon sp.*, рис. 294) в макроспорангиях образовывалась одна макроспора, которая прорастала в гаметофит, не покидая спорангия. Спорангий был прикрыт выростами спорофилла, соответствующими интегументу семенных растений, но не гомологичного ему. После образования гаметофита спорофиллы опали и дальнейшее развитие проходило на земле, как у современных беззародышевоосеменных растений.

Семейство Сигилляриевые (*Sigillariaceae*) отличалось слабым ветвлением стволов и ризофоров и наличием шестиугольных подушек, располагавшихся правильными рядами.

Род Сигиллярия (*Sigillaria sp.*, рис. 295,1) был представлен крупными (до 30 м) деревьями с прямыми стволами, которые слабо ветвились в верхней части. Подушки на стебле располагались вертикально, между

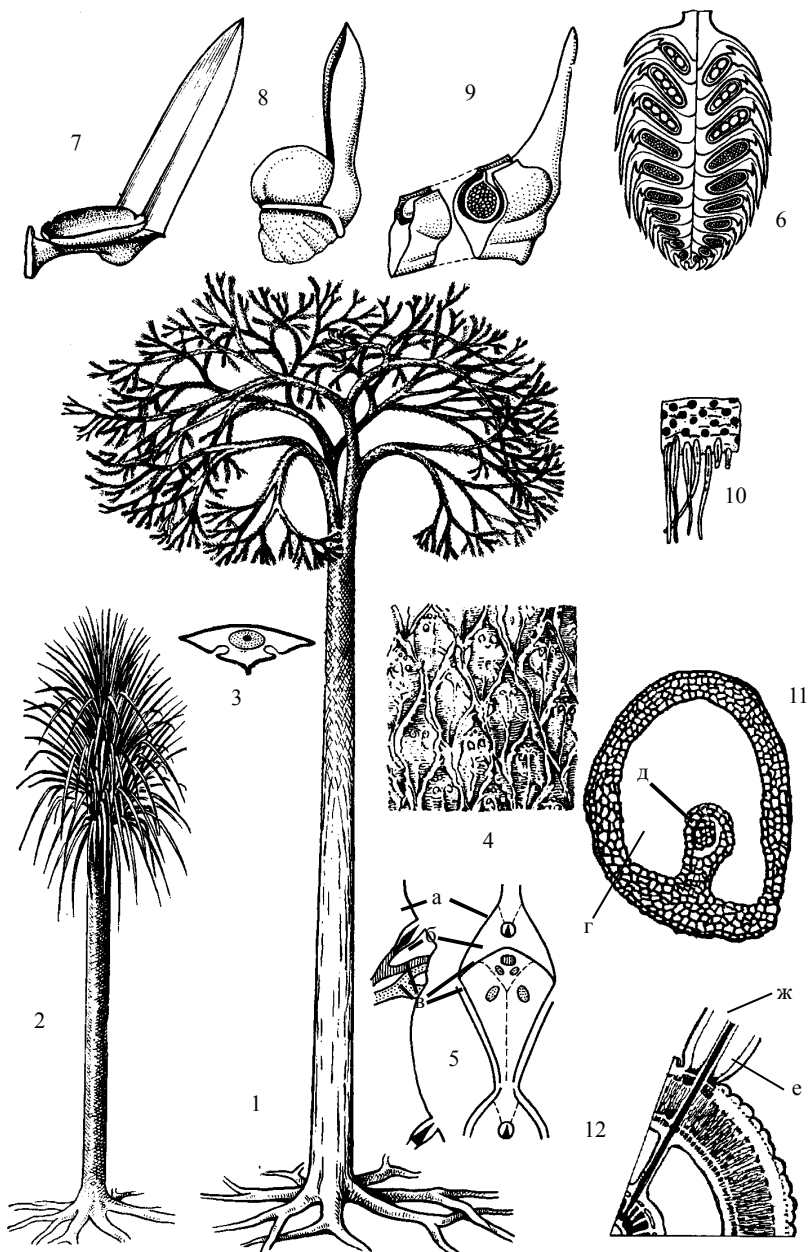


Рис. 292. *Lepidodendron* sp.: 1 - взрослое растение; 2 - молодое растение; 3 - схема поперечного среза листа; 4 - участок коры с подушками; 5 - строение листовой подушки (а - язычок; б - листовый рубец; в - парихнос); 6 - стробил; 7-9 - спорофиллы; 10 - стигмари с аппендиксами; 11 - аппендикс в разрезе (г - полость; д - протостель); 12 - часть разреза через стигмари с аппендиксом (е - аппендикс; ж - проводящий пучок)

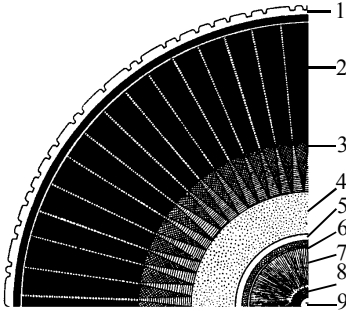


Рис. 293. Схема строения стебля *Lepidodendron sp.*: 1 - наружная кора с листовыми подушками; 2 - внутренняя кора; 3 - коровый камбий; 4 - первичная кора; 5 - флоэма; 6 - пучковый камбий; 7 - вторичная ксилема; 8 - первичная ксилема; 9 - сердцевина

ними были глубокие борозды. Наружных парихн не было. Стробилы висели на ножках у основания олиственных побегов, они были однополыми. При созревании спорангий опадал вместе со спорофиллом.

Род Плевромейя (*Pleuromeia sp.*, рис. 295, 2) известен из нижнего триаса мезозойской эры. Эти растения достигали в высоту 2 м, имели прямой неразветвленный ствол с одним верхушечным стробилом. Нижняя часть стебля представляла собой четырехлопастный ризофор, верхняя часть была покрыта толстыми линейно-ланцетными листьями до 10 см длины, оставлявшими после опадания рубцы, сходные по строению с подушками сигиллярий. Плевромейи образовывали по берегам заросли, похожие на мангровые.

Порядок Полушниковоподобные - *Isoëtales*

Представлен травянистыми растениями, сохранившими некоторую способность к вторичному росту (что свойственно древесным растениям). Это многолетние разноспоровые растения с длинными язычковидными листьями. Корни развиваются на очень укороченных редуцированных ризофорах. Порядок включает одно семейство Полушниковые (*Isoëtaceae*) с тремя родами. Один род - Натгорстиана (*Nathorstiana*) - ископаемый, два других - Полушник (*Isoëtes*) и Стилитес (*Stylites*) - современные.

Натгорстиана (*Nathorstiana sp.*, рис. 296) была небольшим растением около 12 см высоты. Внешне она походила и на Плевромейю, и на Полушник. Прямостоячий стебель был тесно покрыт линейными листьями, верхние из которых были спорофиллами. Нижняя часть растения была представлена короткими лопастевидными ветвями

ризофора, похожего на ризофор Плевромейи.

Род Полушник (*Isoëtes*) представлен небольшим числом видов водных или земноводных растений. В Голарктике распространен Полушник озёрный (*Isoëtes lacustris*, рис. 297). Стебель Полушника луковичцевидный, 8-25 см длины, к основанию становится дву- или трёхлопастным, что соответствует ризофору. Внешняя граница между стеблем и ризофором нечеткая, она

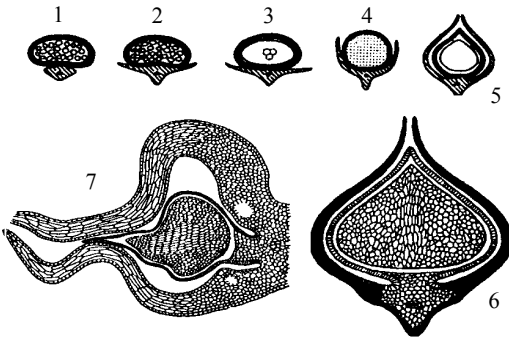


Рис. 294. 1-4 - различная степень разрастания макроспорофилла; 5-6 - семя с интегументовидной защитой макроспорангия *Lepidocarpon sp.*; 7 - продольный разрез

проходит там, где кончаются листья и начинается зона корней. Листья в нижней части широкие, в верхней шиловидно заостренные, с четырьмя воздухоносными полостями внутри. Наружные листья несут макроспорангии, средние - микроспорангии, внутренние - стерильные. На зиму спорофиллы отмирают, а перезимовавшие стерильные листья формируют мегаспорангии и микроспорангии, в центре нарастают новые стерильные листья. Спорангии располагаются в ямке - углублении листа.

Проводящая система - протостель, ветвящаяся вверху дихотомически, внизу на несколько лопастей. Расположение листьев и корней - спиральное, после их опадания на стебле остается след. Корни особого типа, внутри имеют полость, в которой на ножке подвешен проводящий пучок. Зрелый корень имеет корневой чехлик и несет близ конца недолго живущие корневые волоски. Спорангии не имеют приспособлений для вскрывания, споры освобождаются после гнивания стенки спорангия и прорастают на следующий год после созревания. Гаметофиты еще более редуцированы, чем у Селагинеллы. Мужской состоит из одной проталлиальной клетки и антеридия с однослойной стенкой из четырех клеток, центральную часть занимают четыре сперматидия, каждый из которых впоследствии образует по одному многожгутиковому сперматозоиду. Макроспора прорастает в многоклеточный женский гаметофит, остающийся внутри споры. На верхней его стороне возникает несколько архегониев с короткой шейкой. Ризоидов не образуется. Из зиготы развивается зародыш, состоящий из листа, корня и ножки, с помощью которой он высасывает питательные вещества из крахмалосной ткани гаметофита. Молодой спорофит долго остается прикрепленным к гаметофиту. У некоторых видов наблюдается явление возникновения молодого гаметофита в основании листа на месте макроспорангия.

Монотипный род *Стилитес* включает один вид - *Стилитес андский*

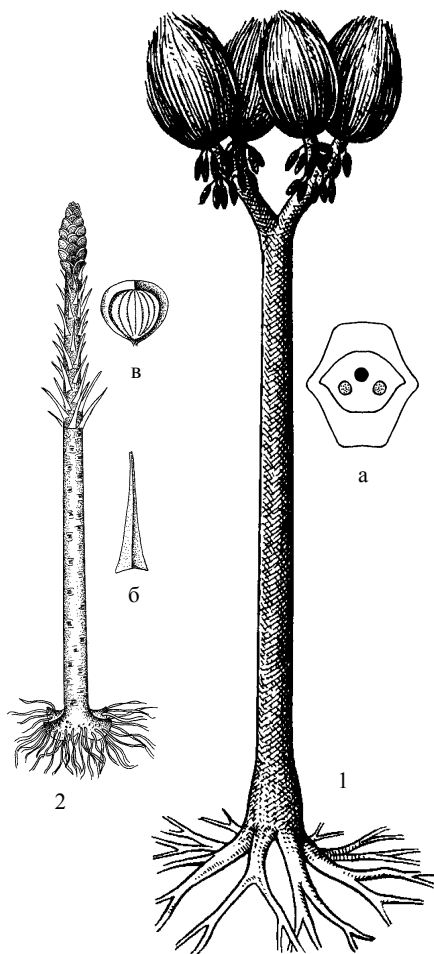


Рис. 295. 1 - *Sigillaria* sp. (а - листовая подушка с проводящим пучком и двумя парихнос); 2 - *Pleuromeia* sp. (б - лист; в - спорофилл со спорангием)

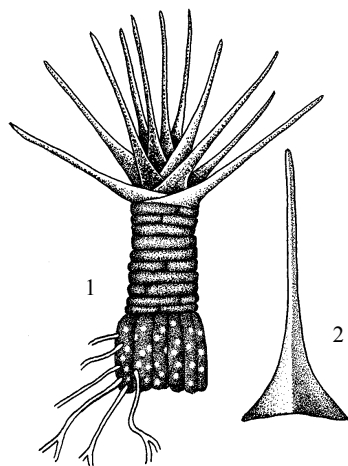


Рис. 296. *Nathorstiana* sp.: 1 - внешний вид; 2 - лист

(*Stylites andicola*, рис. 298), открытый в 1956 году в Центральноперуанских Андах на берегу высокогорного ледникового озера (4750 м над у.м.). Внешне напоминает мезозойскую *Натгорстиану*. Произрастает на влажном известняковом субстрате. Стебель толстый, длинный (до 7 см), ветвящийся дихотомически. Ветви увенчаны густыми верхушечными розетками продолговато-ланцетных листьев до 5 см длиной с хвостовидно изогнутыми верхушками. Листья в основании черепитчато налегают друг на друга и на три четверти своей длины имеют кожистое окрыление. На приподнимающемся каудексе имеются две ложбинки, от которых отходят шнуровидные мясистые корни, втягивающие каудекс по мере нарастания.

В эволюции морфологических структур у различных Плауновидных прослеживается постепенность формирования основных присущих классу признаков. У древнейших представителей отдела спорангии сидят на ножке на боковой поверхности стебля без какого-либо порядка (*Астероксилон*, *Содония*, *Каулангиофитон*), но уже у *Дрепанофукуса* и *Протолепидодендрона*

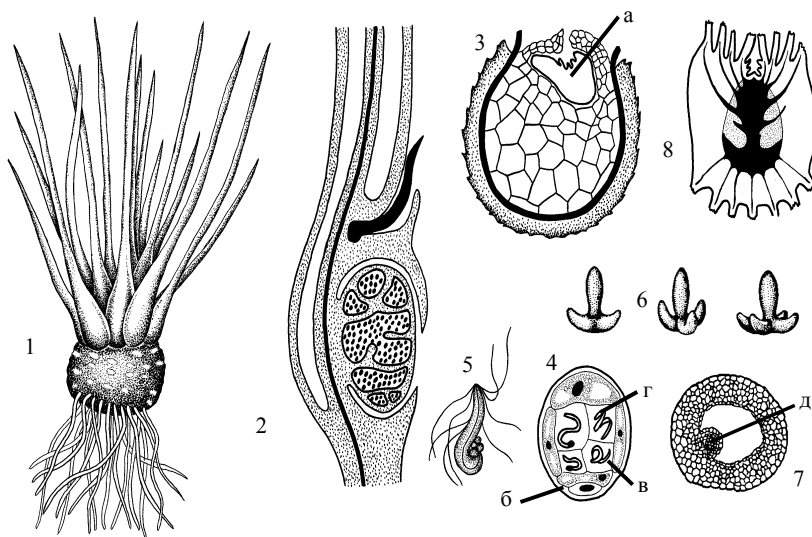


Рис. 297. *Isoetes lacustris*: 1 - внешний вид; 2 - разрез через нижнюю часть микроспорифилла с микроспорангием и язычком; 3 - женский гаметофит в разрезе (а - зародыш); 4 - мужской гаметофит (б - проталлиальная клетка; в - обкладка; г - сперматогенные клетки); 5 - сперматозоид; 6 - различные формы стебли; 7 - аппендикс в разрезе (д - протостель); 8 - схема продольного среза стебля

спорангии перемещаются на лист, то есть появляются спорофиллы, расположенные на стебле так же беспорядочно. У наиболее высокоорганизованных плаунов спорофиллы собраны в спороносный колосок. Появление разноспоровости заложило основы опыления и образования семени.

Филогенетические связи в классе Плауновидных можно выразить схемой, представленной на рисунке 299. Их эволюция шла в трех направлениях. Первая линия развития - плауновая - характеризуется равноспоровостью. В ней хорошо выражена эволюционная тенденция образования листьев путём эпигении (рис. 300) и постепенного перехода спорангия от расположения на стебле к расположению на листе с образованием спорофилла (рис. 301). Наиболее примитивным из

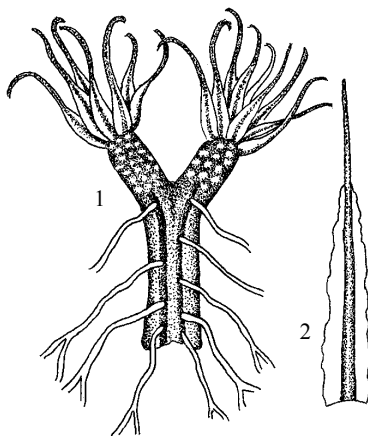


Рис. 298. *Stylites andicola*: 1 - внешний вид; 2 - лист

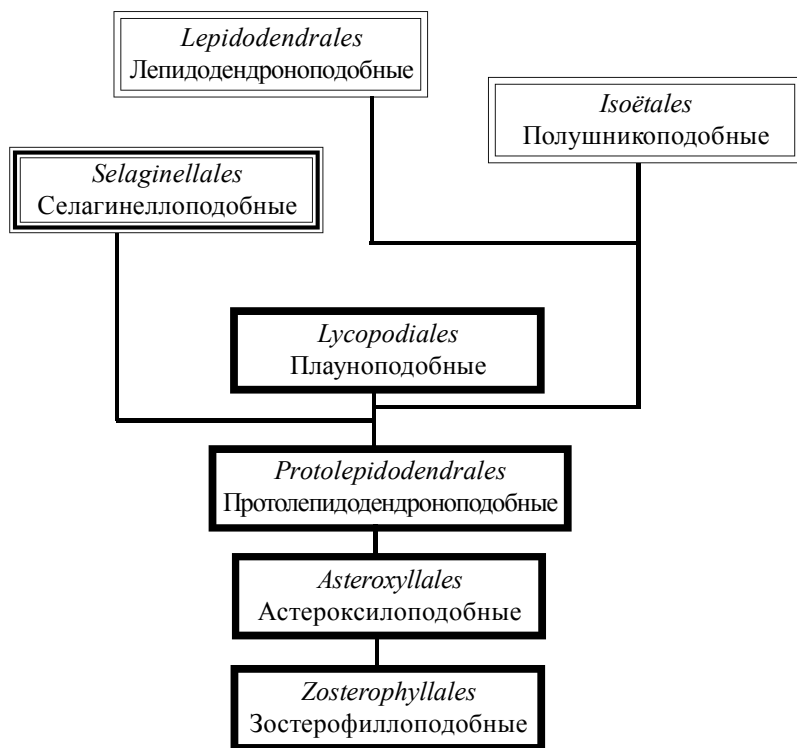


Рис. 299. Схема эволюционных отношений Плауновидных - *Lycopodiopsida*

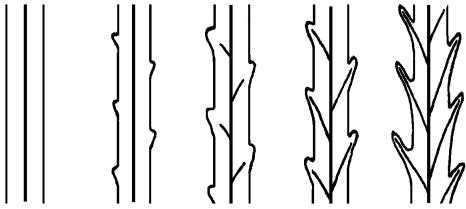


Рис. 300. Схема образования листа Плауновидных путём эпигении

современных видов здесь является род Баранец (*Huperzia*), у представителей которого нет спороносного колоска - признак Дрепанофикуса и Протолепидодендрона. У других таксонов этой линии спороносный колосок четко оформлен. У видов рода Дифазиум (*Diphazium*) имеется наиболее

продвинутый признак - супротивное листорасположение, в отличие от примитивного спирального, свойственного другим родам. Особое положение занимает род Филлоглоссум (*PhilloGLOSSUM*). Его строение и образ жизни напоминают явление неотении, когда размножение организмов происходит на личиночной стадии. Филлоглоссум - это по сути дела сильно развитый зародыш с мощным протокорнем, так и не перешедший во взрослую стадию. Представители плауновой линии развития отличаются отсутствием язычка на спорофиллах.

Вторая линия развития - селлагинелловая характеризуется тем, что все ее представители (современные и ископаемые) - травянистые растения, стебли которых не способны к вторичному утолщению. В этой линии наибольшее разнообразие жизненных форм (есть эпифиты и лианы) и экологических групп (вплоть до крайне ксерофильных). Важный

неадаптивный признак - двужгутиковые сперматозоиды. Примитивными таксонами следует считать виды со спиральным листорасположением, продвинутыми - с супротивным. Высшим этапом эволюции этой линии явилось появление примитивных семенных растений.

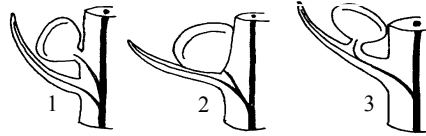


Рис. 301. Схема трансформации положения сорангия: 1 - на стебле; 2 - в пазухе листа; 3 - на спорофилле

Третья линия - лепидодендроновая характеризуется развитием мощных древовидных форм, большинство из которых к настоящему времени вымерли. Они имели шишкоподобные, обычно обоеполые спороносные колоски - стробилы. Разноспоровость в этой линии так же привела к появлению примитивного семени. Дожившие до наших дней представители порядка Полушниковообразные представляют боковую ветвь этой линии, развитие которой шло по пути укорочения и редукции стебля. Плевромейя имела один конечный стробил, Натгорстиана - морфологически та же Плевромейя, только с очень коротким стеблем. Верхнюю часть побега современного Полушника можно рассматривать как стробил, нижнюю часть - как ризофор, а среднюю - как редуцированный стебель когда-то разветвлённых крупных деревьев.

КЛАСС КОРДАИТАНТОВИДНЫЕ - *CORDAITANTHOPSIDA*

Вымершая группа растений, известная со среднего карбона, широкое распространение получившая в конце карбона-перми. Наибольшего развития Кордаитантоподобные достигли в карбоне. Это были крупные деревья до 30 м высоты, образывавшие вместе с другими голосеменными растениями леса на обширных территориях северного и южного полушарий. В ископаемом состоянии находят слои пород, целиком состоящие из опавших и наслоившихся друг на друга листьев. При раскалывании такая порода распадается на тонкие пластинки, на

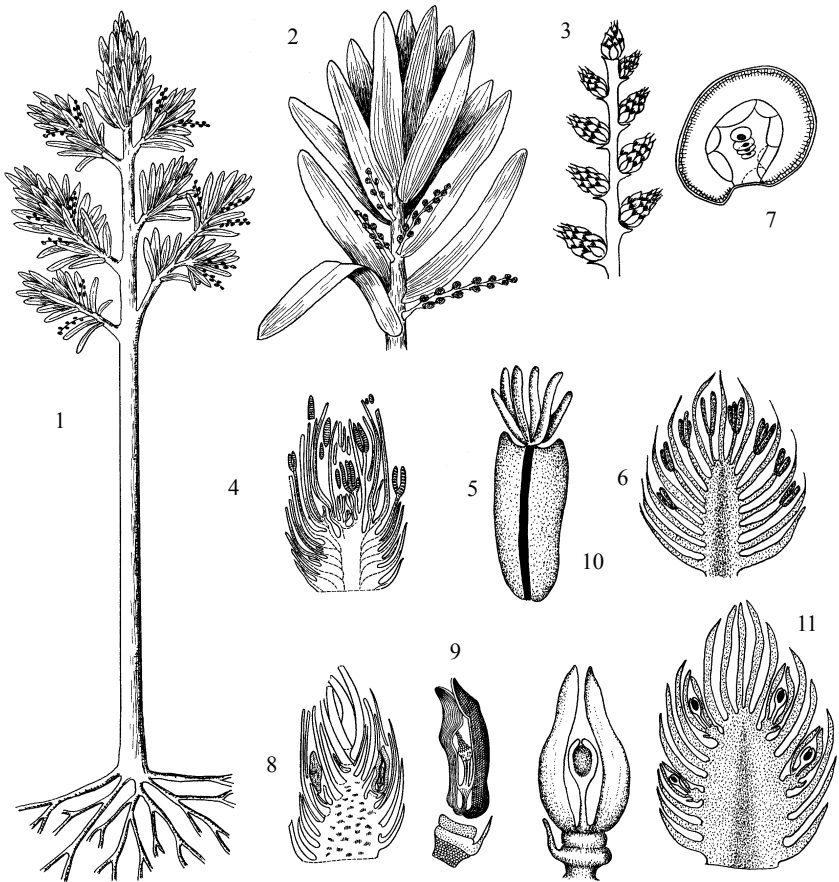


Рис. 302. *Cordaitanthus laevis*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега с собраниями микростробилов; 3 - собрание микростробилов; 4 - отпечаток микростробила; 5 - микроспорофилл с микроспорангиями; 6 - реконструкция микростробила; 7 - микроспора с мужским гаметофитом; 8 - отпечаток макростробила; 9-10 - отпечаток укороченного побега с семяпочкой и его реконструкция; 11 - реконструкция мегастробила

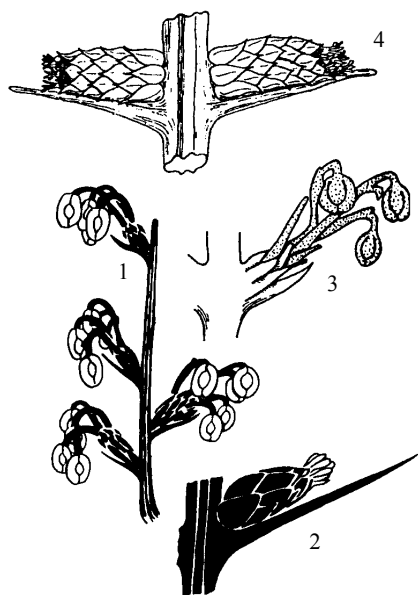


Рис. 303. *Cordaitanthus concinuus*: 1-2 - отпечатки мега- и микростробил; 3-4 - реконструкция мега- и микростробил

образования, несущие на удлинённой оси микро- и мегастробилы. Микростробилы состояли из короткой оси, в основании которой располагались стерильные чешуи, а в верхней чередующиеся с чешуями плоские микроспорофиллы, каждый из которых нёс на вершине пучок удлинённых микроспорангиев, как у Кордаитантуса гладкого (*Cordaitanthus laevis*, рис. 302). В микроспорофилл входила одна жилка, которая в верхней части ветвилась и входила в спорангии. Микроспоры имели один воздушный мешок, почти полностью охватывавший спору. Мегастробилы имели более сложное строение. На оси располагались два типа образований - чешуевидные листья и укороченные побеги. Последние несли семяпочку или несколько семяпочек, а у основания - кроющие листья (рис. 302,10; 303,3). Семяпочки были покрыты толстым интегументом, имели пыльцевую камеру, что свидетельствует о том, что мужские гаметы были со жгутиками (сперматозоиды) и все процессы оплодотворения и образования семени протекали так же, как у современных беззародышевых семенистых растений (Гинкговидных и Саговниковидных).

Родственные отношения Кордаитантовидных не совсем ясны. Возможно, они связаны в своём происхождении с семенными Лепидодендроподобными, о чём свидетельствует стробилиарная природа репродуктивных структур. Многие палеоботаники рассматривают этот таксон как предковую группу хвойных.

которых видны чёткие отпечатки листьев.

Наряду с крупными деревьями найдены и низкорослые с воздушными корнями. Стебли достигали диаметра 1 метра, обладали вторичным утолщением, имели хорошо развитую сердцевину. У большинства видов древесина не имела годичных колец, состояла из трахеид с округлыми порами, расположенными на радиальных стенках (как у современных Араукариеподобных). Листья кожистые, спирально расположенные, от нескольких сантиметров до 1 м длины и от 1 до 15 см ширины, имели разнообразную форму - были линейными, ланцетными, эллиптическими, обратояйцевидными, ромбовидными.

Кордаитантовидные были двудомными растениями, генеративные структуры располагались в пазухах листьев или между ними и представляли собой серёжковидные

КЛАСС СОСНОВИДНЫЕ - *PINOPSIDA*

Наиболее многочисленный таксон из современных голосеменных (хвойных) растений, насчитывающий около 600 видов, распространённых практически по всему земному шару, кроме Арктики и Антарктики. В ископаемом состоянии известны с карбона (около 370 млн. лет назад). В современной флоре хвойные представлены деревьями, реже кустарниками, травянистых форм среди них нет. Стебель имеет слабо развитую сердцевину, хорошо развитую древесину и кору с мощным слоем пробки. В коре, древесине и листьях расположены многочисленные смоляные ходы. Древесина состоит из трахеид с окаймлёнными порами. Многие виды достигают больших размеров - более 100 м в высоту (Секвойя вечнозеленая - *Sequoia sempervirens*) при диаметре ствола 11 м и живут долго - до 3000 лет (Секвойядендрон гигантский - *Sequoiadendron giganteum*), а североамериканская Сосна долговечная (*Pinus longaeva*), найденная в Восточной Неваде, имеет возраст 4900 лет.

Стебли ветвятся моноподиально. Побеги двух типов - удлинённые и укороченные. Проводящий цилиндр представляет собой типичную эустель с эндархной ксилемой, на 90-95% состоящую из трахеид с окаймлёнными порами, имеющими торус. Наибольшее число пор встречается на концах трахеид, то есть там, где интенсивность движения растворов наибольшая. Паренхимы в древесине очень мало или она вовсе отсутствует. В коре и древесине имеются смоляные ходы, состоящие из удлинённых межклеточных пространств, имеющих форму длинных узких каналов, наполненных эфирными маслами и смолой, выделяемыми выстилающими клетками.

Первичный корень сохраняется у многих представителей в течение всей жизни и развивается в виде мощного стержневого корня, от которого отходят боковые. У некоторых сосен главный корень не развивается и заменяется боковыми.

Листья не всегда имеют игловидную форму (собственно хвоя), встречаются виды, имеющие яйцевидную, ланцетную или иную форму листа, иногда листьев нет и их функцию выполняют филлокладии. Подавляющее большинство представителей - вечнозелёные растения, продолжительность жизни листьев которых определяется экологическими условиями. У светолюбивых видов листья живут от 2 до 5 лет, у теневыносливых - от 10 до 15, а в высокогорных условиях от 25 до 30 лет. У некоторых видов листья живут один сезон и опадают, для некоторых видов характерен веткопад, когда опадают не отдельные листья, а целые укороченные побеги. Все долгоживущие листья имеют ксероморфную структуру и сильно кутинозированы и склерифицированы, устьица у них располагаются на нижней стороне в углублениях, что значительно сокращает испарение воды в зимний период. Кроме того, они имеют гиподерму и складчатый мезофилл со смоляными ходами и одну центральную жилку.

Спороносные структуры отличаются большим разнообразием, все таксоны являются однодомными и имеют раздельнополье стробилы. Мужские стробилы в центре имеют ось, на которой тесной спиралью или мутовками располагаются микроспорофиллы, несущие на нижней стороне микроспорангии. Микроспорофиллы в разных семействах имеют различную форму. Различают четыре типа микростробилов:

Taxus-тип. Микроспорофиллы щитковидные, радиальные, микроспорангии располагаются вокруг центральной части щитка.

Cupressus-тип. Микроспорофиллы на короткой ножке. Они или представляют собой чешуйку с сильно развитой на верхушке пластинкой и со свободными микроспорангиями на нижней стороне чешуйки, или имеют щиткообразную форму, причем нижний край щитка частично прикрывает микроспорангии.

Araucaria-тип. Микроспорофиллы чешуйчатые, на нижней их стороне в большом числе находятся свободные микроспорангии.

Pinus-тип. Микроспорофиллы чешуйчатые с относительно развитой или редуцированной пластинчатой верхушкой. Микроспорангиев два, сростающихся с нижней поверхностью микроспорофилла.

Эволюционная тенденция микроспорофиллов выражается в уменьшении размеров пластинчатой части микроспорофилла до почти полного исчезновения и в уменьшении числа микроспорангиев до двух (наибольшее число микроспорангиев встречается у *Agathis* - до 15 и у *Araucaria* - до 13). Эта тенденция наблюдается не только в филогенезе, но и в онтогенезе мужского стробила. Так, у Можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*) микроспорофиллы в средней части стробила обладают ясно выраженной пластинкой и несут на нижней стороне 3-4 микроспорангия. На вершине число их уменьшается, второй от верхушки микроспорофилл несёт всего два микроспорангия и имеет редуцированную пластинку, на самой верхушке шишки находятся отдельные микроспорангии. Здесь пластинка окончательно редуцировалась, а число микроспорангиев дошло до одного.

Женские стробилы (шишки), так же, как и мужские, подразделяются на 4 типа:

Pinus-тип. Семенная и кроющая чешуи развиты, семяпочек две, то есть шишка представляет собой сложный видоизменённый побег, на оси которого сидят метаморфизированные боковые побеги, превращённые в семянесущие органы (Сосноподобные).

У Сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) женская шишка состоит из оси, на которой помещаются тесной спиралью кроющие чешуи. В пазухе каждой кроющей чешуи находится семенная чешуя - более крупная, чем кроющая, несколько более мясистая и расширенная на верхнем конце. На семенной чешуе, ближе к ее основанию, сидят две семяпочки (мегаспорангии), направленные своими отверстиями (микропиле) вниз. В образовании этого комплекса чешуй принимают участие не только листовые, но и стеблевые части растения. Об этом свидетельствуют и тератологические исследования. Например у Лиственницы (*Larix sibirica*) довольно часто наблюдается прорастание женских шишек. Оно состоит в том, что верхушка женской шишки не прекращает рост, а продолжает расти, причем образуется нормальный побег, покрытый нормальной хвоей. При этом в самой шишке иногда никаких особых изменений не происходит. В других же случаях кроющие чешуи превращаются в нормальную хвою, а семенные чешуи претерпевают весьма существенные изменения, особенно в верхней части шишки. Здесь в пазухе хвои вместо семенной чешуи находится раскрывшаяся почка, образованная мелкими чешуйками. Из них наиболее крупные первые две (поперечные). Они соответствуют двум первым, поперечным чешуям нормальной почки. Между такими почками и настоящей семенной чешуей имеются все переходы. Так, просматривая шишку сверху вниз, можно видеть, как чешуи почки становятся мельче, сохраняют свои размеры лишь первые поперечные чешуи. Они постепенно срстаются друг с другом и в конце концов получается нормальная семенная чешуя, в пазухе которой (на верхней стороне) сидят две семяпочки. Таким образом, семенная чешуя соответствует пазушному побегу (сидящему в пазухе кроющей чешуи),

она образовалась благодаря сращению его двух первых чешуй.

Анатомические исследования шишки хвойных показали, что комплекс чешуй состоит из кроющей чешуи, в пазухе которой возникает очень короткий побег, дающий только три листа. Из них два - прилистники, являющиеся мегаспорофиллами с одной семязачкой на каждом. Третий лист превращается в широкую семенную чешую.

Таким образом, женская шишка представляет собой сложную спороносную систему, в которой на оси тесной спиралью располагаются кроющие листья (кроющие чешуи), несущие в пазухах спороносные побеги, весьма сильно редуцированные и измененные. Редукция их зашла настолько далеко, что от стеблевой части практически ничего не осталось, ее можно обнаружить только при эмбриологическом исследовании. Листовая же часть побега - прилистники (мегаспорофиллы) и первый лист - образовала широкую и плоскую семенную чешую, несущую мегаспорангии.

Araucaria-тип. Семенная и кроющая чешуи срастаются, лишь на верхушке остаётся свободная часть, образующая язычок (лигулу). Семязачка одна, располагается на поверхности чешуи. У некоторых видов (*Araucaria badwillii*) в семенной и кроющей чешуях имеются два самостоятельных проводящих пучка, что характерно для пазушных побегов. У этого вида обнаружены кроющие чешуи не с одной, а с двумя и тремя семенными чешуями, каждая со своим семязачатком.

Cupressus-тип. Считается, что редукция и сращение семенной и кроющей чешуй у Кипарисоподобных и Таксодиоподобных привели к тому, что практически осталась одна кроющая чешуя, в пазухе которой сидят ортотропные мегаспорангии, количество которых больше двух. Органогенетические данные свидетельствуют о том, что никакой семязачатковой структуры в пазухе шишечной чешуи не возникает и шишка представляет их собой простой видоизменённый побег, на оси которого сидят видоизменённые листья, в пазухах которых располагаются мегаспорангии.

Taxus-тип. Семязачки одиночные, покрыты сочными образованиями, имеющими различную природу: изменённая семенная чешуя, образующая обычно срастающийся с интегументом эпиматий, сидящий на мясистой семяножке - рецептакуле - видоизменённой оси шишки (порядок Подокарпоподобные); изменённый фуникулюс, образующий бокаловидный покров - ариллус, не срастающийся с семенем (порядок Тисоподобные). В последнем случае семенная чешуя не образуется и мегаспорангий располагается на верхушке укороченного пазушного побега.

Эволюция стробиллов хвойных шла в трёх направлениях. Первое характеризуется образованием сложного мегастробила, где мегаспорангии расположены на видоизменённых побегах, находящихся в пазухе кроющих чешуй (порядок *Pinales*). В процессе эволюции семенная и кроющая чешуи срастаются и формируется синтетическая структура, несущая единственный семезачаток (порядок *Araucariales*). Второе принципиально отличается от первого и представляет собой развитие шишки как простого мегастробила, образованного осью и чешуями с прикреплёнными или пазушными семязачатками (порядок *Cupressales*). Третье направление характеризуется образованием одиночных семязачек, не скрытых внутри шишки, а имеющих сочные покровы, являющиеся аналогичными структурами, имеющими разное происхождение (порядки *Podocarpaceles*, *Taxales*).

Микроспоры многих Сосновидных снабжены двумя воздушными мешками, которые образовались вследствие расхождения интины и

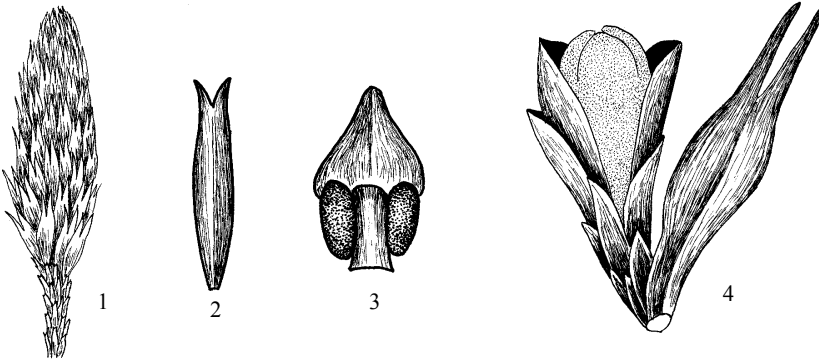


Рис. 304. *Lebachia piniformis*: 1 - женская шишка; 2 - лист; 3 - микроспорофилл с микроспорангиями; 4 - укороченный побег с семечкой в пазухе кроющей чешуи

эскины и заполнения этого пространства воздухом. Микроспоры начинают прорастать еще внутри спорангия, при этом образуется мужской гаметофит, состоящий из двух проталлиальных клеток, вегетативной и генеративной клеток. Проталлиальные клетки вскоре рассасываются и к моменту выхода спор из спорангия в них содержится двухклеточный мужской гаметофит. При попадании пыльцы на микропиле семечки вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, а генеративная делится пополам, образуя клетку-ножку и сперматогенную клетку, последняя образует два спермия. Семечка состоит из интегумента, в верхней части которого имеется микропиле, и нуцеллуса, в котором образуется археспориальная клетка, делящаяся редуциционно и образующая 4 мегаспоры. Развивается одна мегаспора - нижняя, три другие редуцируются. Мегаспора прорастает в женский гаметофит внутри семечки, вытесняя при своем развитии ткань нуцеллуса. В верхней части гаметофита формируется два архегония. Они слабо развиты, состоят из яйцеклетки, нескольких шейковых и одной брюшной канальцевой клетки. Микроспора, попадая на микропиле, втягивается

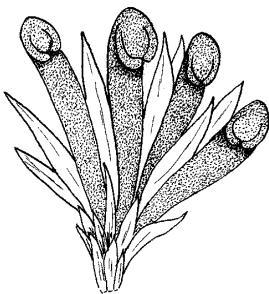


Рис. 305. Пазушный побег с семечками *Ernestiodendron* sp.

подсыхающей жидкостью внутрь и там прорастает. Пыльцевая трубка, окруженная интиной, растет по направлению к архегонию, проникает в него и соприкасается с яйцеклеткой. Ее конец лопается и содержимое изливается в цитоплазму яйцеклетки. Один спермий сливается с ядром яйцеклетки, второй отмирает. Зигота развивается в зародыш, состоящий из оси и нескольких семядолей. Интегумент семечки образует семенную кожуру, а гаметофит становится запасом питательных веществ - эндоспермом (в отличие от эндосперма покрытосеменных его клетки гаплоидны). Семечка плотно

прирастает к семенной чешуе, из ткани которой образуется легкое прозрачное крылышко.

В наиболее разработанной системе класса *Pinopsida* выделяется 7 порядков: Вольциеподобные (*Voltziales*), Подозамитоподобные (*Podozamitales*), Араукариеподобные (*Araucariales*), Сосноподобные

(*Pinales*), Кипарисоподобные (*Cupressales*), Подокарповидные (*Podocarpaceae*) и Тисовидные (*Taxales*).

Порядок Вольциевидные - *Voltziales*

Древнейший порядок, известный по палеоботаническим данным. Представители порядка имели много общего с Кордаитантовыми, существовали с позднего карбона до раннего мела. В пределах порядка выделяется два семейства: Лебахиевые (*Lebachiaceae*) и Вольциевые (*Voltziaceae*).

Семейство Лебахиевые (*Lebachiaceae*) было представлено стройными деревьями с моноподиальным нарастанием. Боковые ветви на стволе располагались мутовчато и в свою очередь двурядно ветвились, образуя боковые веточки в одной плоскости. Вторичная древесина имела слабо выраженные годичные кольца, содержала трахеиды с несколькими рядами пор, древесинной паренхимы и смоляных ходов не было. Листья располагались спирально и были разнообразны по форме: от цельных до дихотомически рассечённых и раздельных, при этом жилки у всех ветвились дихотомически.

Наиболее распространённым был род Лебахия (*Lebachia*), представитель которого Лебахия сосновидная (*Lebachia piniformis*, рис. 304) являлась однодомным растением. Микроствобилы развивались на концах ветвей, несли многочисленные плоские микроспорофиллы, на каждом из которых развивалось два микроспорангия. Микроспора была окружена одним воздушным мешком. Мегастробилы состояли из оси, на которой располагались крупные кроющие чешуи, вильчато разветвлённые на верхушке. В пазухах этих чешуй развивались укороченные побеги, имевшие короткую ось, на которой спирально располагались стерильные чешуи и один фертильный мегаспорофилл, заканчивающийся семяпочкой. Таким образом, Лебахиевые наглядно демонстрируют побеговую природу семенной чешуи женской шишки *pinus*-типа. У некоторых Лебахиевых, например, у Эрнестидендрона (*Ernestiodendron sp.*, рис. 305) пазушный побег нёс несколько мегаспорофиллов, заканчивающихся прямыми или обратными семяпочками.

Семейство Вольциевые (*Voltziaceae*) отличалось ланцетными, не разветвлёнными на концах листьями и сросшимися семенными и кроющими чешуями в женской шишке. Количество мегаспорофиллов у разных представителей разное - от 5 у примитивных форм, например, у Вольции (*Voltzia sp.*, рис. 306,1) до двух у Глиптолеписа (*Gliptolepis sp.*, рис. 306,2). У самых высокоорганизованных представителей был один мегаспорофилл.

Порядок Подозамитовидные - *Podozamitales*

Представители порядка появляются в позднем триасе и полностью вымирают в позднем мелу. Это были деревья, имевшие облик кипарисов, их ветви были покрыты мелкими, спирально расположенными чешуйчатыми листьями, древесина со смоляными ходами. Мужские

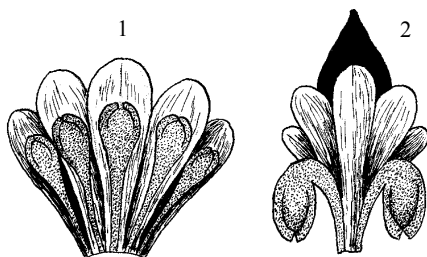


Рис. 306. Пазушные побеги с семяпочками: 1 - *Voltzia sp.*; 2 - *Gliptolepis sp.*

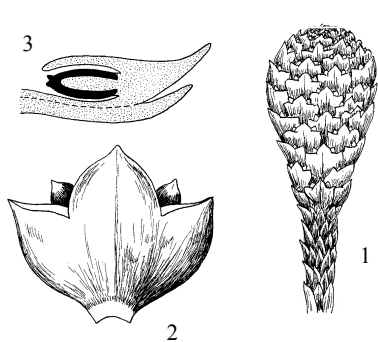


Рис. 307. *Cheirolepis munsteri*: 1 - мегастробил; 2 - шишковая чешуя; 3 - разрез через шишковую чешую

шишки имели 12-16 микроспорофиллов, каждый из которых несёт по 10-12 микроспорангиев. Микроспоры не имели воздушных мешков. Женские шишки несли на оси кроющие и семенные чешуи, сросшиеся друг с другом. У представителя порядка Хейролеписа Мюнстера (*Cheirolepis munsteri*, рис. 307) кроющая чешуя была трёхлопастной, семенная чешуя имела вырост - эпиматий, нависающий над семяпочкой.

Порядок Араукарие-

подобные - Araucariales

В ископаемом состоянии известны с поздней перми, в юрском и меловом периодах были широко распространены по всему земному шару. В настоящее время встречаются в южном полушарии. Характерной особенностью порядка являются трахеиды, являющиеся не только самыми длинными среди всего класса (10-12 мм), но и обладающие особой поровостью, получившей название араукариоидной: окаймлённые поры на стенках трахеид зрелой древесины скученные, большей частью соприкасающиеся и слитные, и тогда в очертании шестиугольные. Поры без торусов. Смоляные ходы отсутствуют даже в сердцевине. Листья очередные или супротивные, крупные, плоские, широколанцетные, яйцевидные, иногда почти округлые, реже шиловидные. Часто листья очень жёсткие, с острыми колючими вершинами. Жилкование обычно дихотомическое или параллельное, в шиловидных листьях одна жилка. Особенностью порядка является веткопад - свойство целиком сбрасывать облиственные боковые побеги или даже ветви с листьями.

Мужские шишки крупные, до 20-25 см длины, с многочисленными микроспорофиллами, располагающимися по спирали. Каждый спорофилл несёт большое количество микроспорангиев - до 20. Споры без воздушных мешков, мужской гаметофит образует до 15-20 проталлиальных клеток. Женские шишки также крупные, до 20-30 см

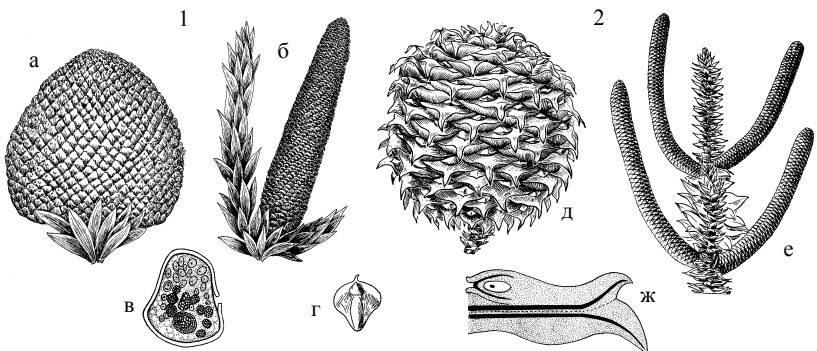


Рис. 308. 1 - *Araucaria araucana* (а - мегастробил; б - микростробил; в - мужской гаметофит; г - шишечная чешуя с семяпочкой и язычком); 2 - *Araucaria bidwillii* (д - мегастробил; е - микростробилы; ж - сросшиеся семенная и кроющая чешуи)

длины, *agaucaria*-типа, несут на оси до 200 семенных чешуй, раздвоенных на верхушке или цельных. Семяпочка одиночная, обращена микропилярной частью к оси шишки. Женский гаметофит образует до 15-20 архегониев с длинными шейками, в которых находятся многочисленные шейковые канальцевые клетки. Особенностью Араукариеподобных является развитие у них ветвящихся пыльцевых трубок. Пыльца прорастает не на семяпочке, а в пазухе шишечных чешуй. Главные ветви пыльцевой трубки направляются к нуцеллусу, а боковые врастают в ось шишки и превращаются в гаустории. Таким образом, пыльцевая трубка мужского гаметофита выполняет две функции - доставки гамет и питания гаметофита.

Порядок включает одно семейство Араукариевые (*Araucariaceae*), насчитывающее два рода - Араукария (*Araucaria*) и Агатис (*Agathis*).

Род Араукария (*Araucaria*) насчитывает 20 видов, распространенных в Южной Америке и в Австралии. Это крупные, преимущественно двудомные деревья 60-75 м высотой, средний возраст которых 300 лет, максимальный - 2000. Наиболее известным видом является Араукария чилийская (*Araucaria araucana*, рис. 308, 1). Это растение образует в условиях влажного тёплого климата Чили и Западной Аргентины светлые леса, которые напоминают сосновые. Высота деревьев до 60 м, стволы увенчаны на вершинах зонтиковидной кроной. У молодых деревьев ветви располагаются мутовчато вдоль всего ствола. С возрастом ветви нижней части ствола, а иногда почти до самой вершины, сбрасываются. Листья жёсткие, колючие, яйцевидной формы, длиной 3-4 см, живут 10-15 лет (максимум до 30-40). Мужские шишки достигают длины 25 см, располагаются поодиночке или группами. Микроспорофиллы несут 12-16 двурядно расположенных микроспорангиев. Женские шишки округлые, до 18 см в диаметре, достигают масс 1,6 кг. Семя полностью погружено в ткань семенной чешуи и опадает вместе с ней. Семена крупные, продолговатые, до 4 см длины, имеют зародыш с двумя семядолями.

В Австралии наиболее известным видом является Араукария Бидвилла (*Araucaria bidwillii*, рис. 308, 2). Это двудомное растение достигает высоты 40-50 м. У взрослых деревьев ствол почти до половины освобождён от ветвей. Листья крупные, до 4-7 см длины, в верхней части кроны расположены спирально, яйцевидные, с остроконечием. На боковых побегах они двурядно расположены в одной плоскости. Шишки располагаются на концах коротких облиственных побегов, вегетативные листья которых постепенно переходят в чешуи шишки. Женские шишки являются самыми крупными среди хвойных, достигают 35 см в диаметре и массы до 3 кг. Семена также крупные, до 5,5 см длины при ширине 3 см. По созреванию шишка рассыпается. Характерной особенностью является хорошо заметные самостоятельные проводящие пучки на разрезе шишечной чешуи, подтверждающие срастание некогда свободных семенной и кроющей чешуй.

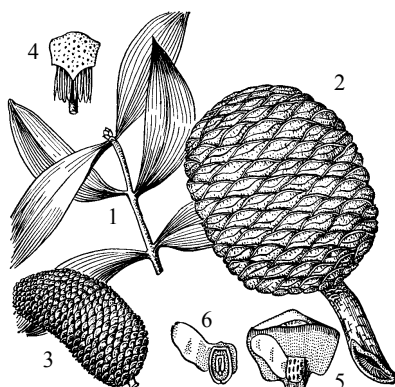


Рис. 309. *Agathis macrostachys*: 1 - олистный побег; 2 - мегастробил; 3 - микростробил; 4 - микроспорофилл; 5 - шишечная чешуя с семенем; 6 - семя с крылом

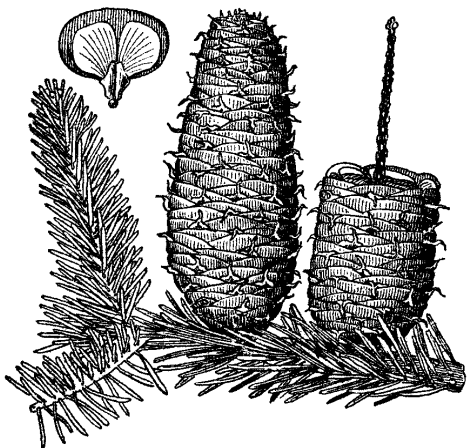


Рис. 310. *Abies nordmanniana*

Род Агатис (*Agathis*) насчитывает 20 видов, распространённых на островах Тихого океана между Австралией и Юго-Восточной Азией, включая Северо-Восточную Австралию и Новую Зеландию. Это также крупные деревья с колонновидными стволами, выше середины обычно разветвляющимися на несколько крупных распростёртых ветвей, образуя большую раскидистую крону. В отличие от араукарий, агатисы имеют хорошо выраженные округлые почки с плотно прижатыми

почечными чешуями. Листья на вертикальных побегах спирально расположенные, на боковых - двурядные, супротивные или почти супротивные. Зрелые листья крупные, 5-18 см длины и 1-6 см ширины, продолжительность жизни листа до 15-20 лет. Форма листьев различна у разных видов, они могут быть эллиптическими, продолговатыми, яйцевидными, широколанцетовидными. Жилки листа многочисленнные, почти параллельные, у основания дихотомически ветвящиеся. После опадения листьев на побегах остаются подушковидные рубцы.

Мужские шишки пазушные, цилиндрические, 2-6 см длиной при диаметре 1 см, у основания покрыты стерильными чешуями. Микроспорофиллы имеют щитковидную форму и несут по 3-15 микроспорангиев. Женские шишки шаровидные, достигают 15 см в диаметре, гладкие. Кроющие чешуи плотно прилегают друг к другу, как у Агатиса крупноколосового (*Agathis macrostachys*, рис. 309). Семенные чешуи у большинства видов полностью редуцированы, кроющие чешуи плотно прилегают друг к другу, поэтому шишки гладкие (кроме Агатиса южного - *Agathis australis*, чешуи которого имеют короткие остроконечия, выступающие на поверхности шишки). Семяпочка одна, свободная. Семена достигают 1,5 см длины, имеют боковое крыло, образованное из интегумента.

Древесина обладает высокими техническими свойствами и высоко ценится, из неё получают также ароматические смолы.

Порядок Сосноподобные - *Pinales*

Порядок включает одно семейство - Сосновые (*Pinaceae*), насчитывающее 10 родов и более 250 видов, приуроченных преимущественно к северному полушарию. Это вечнозеленые или листопадные деревья, реже кустарники. Листья игловидные или уплощенные, одиночные, располагаются по спирали на удлиненных побегах, или собраны пучками на укороченных побегах. Почки, развивающиеся на концах побегов, покрыты плотно прилегающими друг к другу чешуями, покрытыми защитным слоем смолы. Шишки раздельнополые. Мужские одиночные, реже собраны в группы, состоят из многочисленных плоских спорофиллов, несущих по два спорангия.

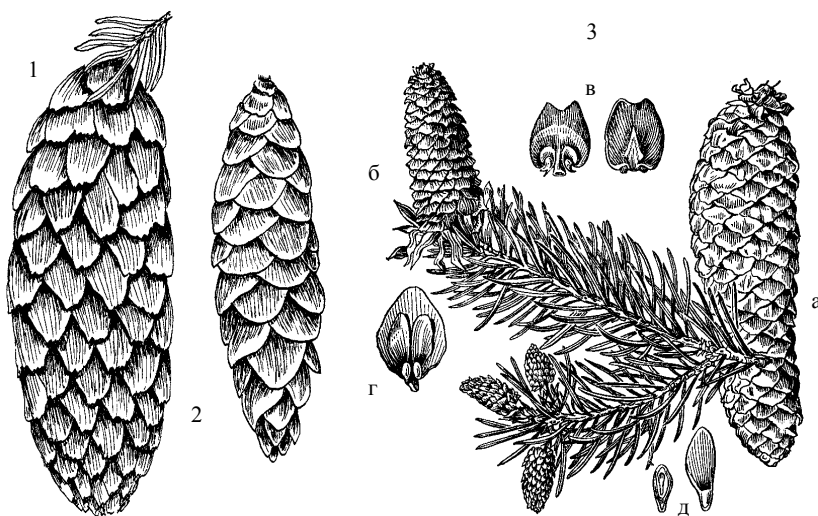


Рис. 311. 1 - *Picea pungens*; 2 - *P. orientalis*; 3 - *P. abies* (а - мегастробил; б - ветвь с мужскими шишками и молодой женской; в - семенная чешуя с внутренней и наружной стороны; г - семенная чешуя с двумя семенами; д - семя с крылом и без крыла)

Пыльцевые зёрна у большинства видов снабжены двумя воздушными мешками. Женские шишки разных размеров, от 3 до 50 см длины, состоят из оси, несущей кроющие чешуи, в пазухах которых располагаются семенные чешуи с двумя семяпочками на каждой чешуе (pinus-тип мегастробила). Большинство представителей семейства развивает мощную корневую систему, образуя большое количество коротких и сильно ветвящихся боковых корней, на которых развивается микориза.

Наиболее крупными родами семейства являются Пихта (*Abies*), Лиственница (*Larix*), Ель (*Picea*), Сосна (*Pinus*).

Род Пихта (*Abies*) насчитывает около 40 видов. Это крупные деревья, достигающие высоты 60-100 м и диаметра 2 м. Пихта Нордманна (*Abies nordmanniana*, рис. 310), или кавказская, являющаяся эндемиком Кавказа, достигает высоты 80 м и доживает до 600-700 лет. Листья вегетативных побегов мягкие, плоские, снизу с двумя светлыми полосками, в которых расположены устьица. Мужские шишки одиночные, расположены на концах укороченных побегов. Женские растут вертикально вверх. Кроющие чешуи деревянистые, плотно прилегают друг к другу. Шишка пропитана смолой, по созревании рассыпается, освобождая крупные семена, снабженные крылом. В Западной Европе наиболее распространённым видом является Пихта белая (*Abies alba*)

Род Ель (*Picea*) насчитывает до 50 видов, распространённых в Евразии и Северной америке. Листья четырехгранные, на каждой грани несут одну полоску устьиц, на конце заостренные, сидят на продолговатых складках коры (подушечках). Держатся на дереве до 7 лет. Мужские шишки пазушные, желтовато-бурые. Микроспоры с двумя крупными воздушными мешками. Женские шишки появляются на концах прошлогодних ветвей, располагаются вертикально вверх, по созревании повисают. Шишка падает целиком после созревания и высыпания семян. Семенные чешуи на верхушке выемчатые, семя снабжено крылом.

Ель восточная (*Picea orientalis*, рис. 311,2) - типичное горное растение,

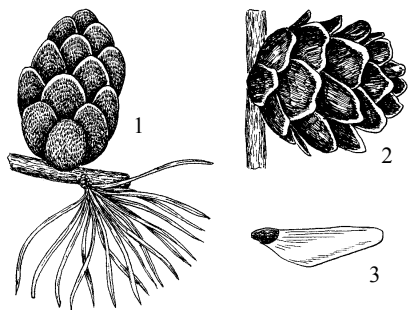


Рис. 312. *Larix sibirica*: 1 - молодая шишка; 2 - старая шишка; 3 - семя

эндемик Кавказа, обитающая на высотах от 1000 до 2500 м над уровнем моря. Достигает высоты 65 м. Образует большое количество семян, отличающихся высокой всхожестью. Хорошо возобновляется, может поселяться на крутых и скалистых склонах.

Ель колючая (голубая) (*Picea pungens*, рис. 311,1) встречается в Канаде и на севере США. Широко распространена в культуре, декоративна, газо- и пылеустойчива.

В Европе наиболее широко распространена Ель обыкновенная (*Picea abies*, рис. 311,3), достигающая 20-50 м высоты. Она образует на огромных пространствах своего ареала чистые или с примесью других хвойных и лиственных деревьев леса.

Род Лиственница (*Larix*) насчитывает около 20 видов, распространенных в холодных и умеренных областях Европы, Азии и Северной Америки. Представители этого рода - листопадные растения, сбрасывающие хвою на зиму. Листья мягкие, плоские. На удлиненных побегах располагаются спирально, на укороченных - пучками, по 20-40 в каждом. Мужские шишки одиночные, располагаются на концах коротких безлистных побегов. Женские шишки мелкие, округлые, сидят на концах укороченных побегов. Молодые шишки зеленые или красноватые, семенные чешуи покрыты коротким опушением. Шишки созревают в конце сезона, но после освобождения семян остаются на дереве еще несколько лет. Семена мелкие, с крылом. Лиственницы обладают тяжелой, прочной и долговечной древесиной. Лиственница сибирская (*Larix sibirica*, рис. 312) распространена в Сибири и на северо-востоке европейской части России. Хвоя в пучках по 15-30, от 2 до 5,5 см длины. Женские шишки 2,5-4 см длины, на коротком черешке, с 20-50 чешуями, не распадающиеся.

Род Лжелиственница (*Pseudolarix*) является монотипным, включающим один вид - Лжелиственница Кемпфера (*Pseudolarix kaempferi*, рис. 313), растущим в Восточном Китае. Растение характеризуется двумя типами побегов - длинными, на которых листья располагаются спирально, и укороченными, булаво-видными, где листья сидят пучками по 15-30 на каждом. Микростробилы группами располагаются на коротких побегах.

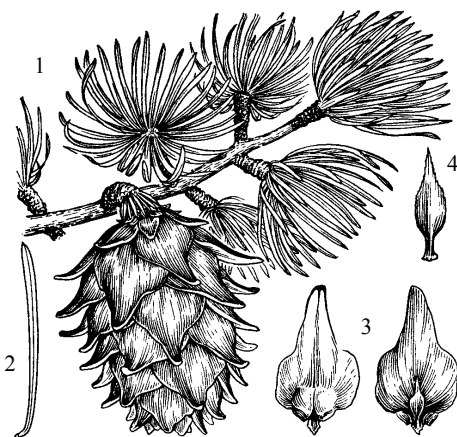


Рис. 313. *Pseudolarix kaempferi*: 1 - побег с шишкой; 2 - лист; 3 - семенная чешуя; 3 - кроющая чешуя

Женские шишки длиной 5-7 см созревают в первый год, после чего рассыпаются, в отличие от шишек Лиственницы. Семена маленькие, с крылом. Листья длиной до 5 см, к осени приобретают золотистый оттенок и вскоре опадают.

Род Кедр (*Cedrus*) насчитывает 4 вида, распространённых в Средиземноморье и в Гималаях. Кедры - мощные деревья 25-50 м высоты, с раскидистой зонтиковидной или пирамидальной кроной. Листья жёсткие, игловидные, на укороченных побегах собраны пучками по 30-40, держатся на дереве 3-6 лет. Отличительным признаком древесины является бахромчатость пор трахеид, связанная с неровными краями торуса. Нормальных смоляных ходов нет, но им свойственна особенность образовывать патологические вертикальные смоляные ходы.

Мужские шишки до 5 см длиной, одиночные, окружённые у основания пучками хвои. Женские шишки яйцевидные, направлены вверх, до 11 см длиной и 6 см шириной. Созревают на 2-3 год и сразу после созревания рассыпаются. Семенные чешуи очень широкие, деревянистые, плотно прилегают друг к другу. Кроющие чешуи мягкие, незаметные. Семена крылатые. В культуре широко распространён Кедр гималайский (*Cedrus deodara*, рис. 314), в диком виде растущий в Гималаях, Пакистане и Афганистане.

Род Сосна (*Pinus*) является самым крупным родом семейства, насчитывающим более 100 видов, распространённых в умеренных областях северного полушария. В субтропиках встречаются в горах, достигающие 75 м высоты. Есть среди сосен и стелющиеся формы, например Сосна низкая (*Pinus pumila*), носящая также название "кедровый стланник". У сосен побеги двух типов - длинные и укороченные. Длинные побеги покрыты бурыми листьями-чешуйками, в пазухах которых сидят укороченные побеги, несущие пучки листьев. Пучки содержат 2, 3 или 5 листьев. Каждая хвоинка в сечении плоско-выпуклая или трехгранная, имеет в средней жилке 1 или 2

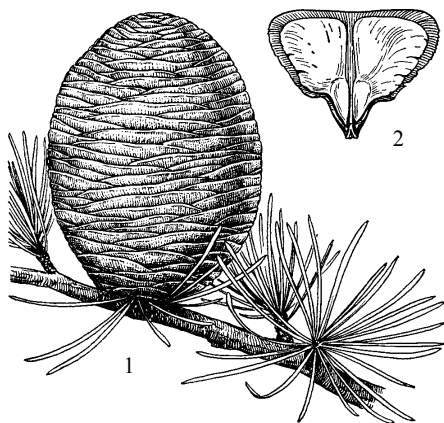


Рис. 314. *Cedrus deodara*: 1 - побег с шишкой; 2 - семенная чешуя с семенами

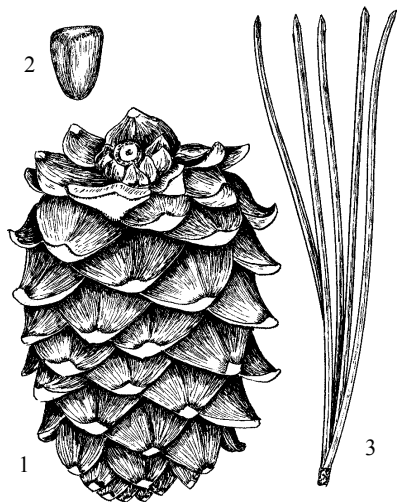


Рис. 315. *Pinus sibirica*: 1 - шишка; 2 - семя; 3 - укороченный побег

проводящих пучка. Мужские шишки располагаются на верхушках ветвей, собраны в группы (колоски). Женские шишки прямостоячие, по созревании повислые. Семена созревают на второй год, опадают через 2 года.

Сосна сибирская (*Pinus sibirica*, рис. 315) достигает высоты 40 м. Листья до 13 см длины, расположены на укороченных побегах пучками по 5. Шишки крупные, до 15 см длины, прямостоячие. Семена крупные, без крыла, съедобные, известны под названием "кедровые орешки".

Самым широкораспространенным видом является Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*, рис. 316). Укороченные побеги несут по 2 листа, шишки длиной 3-6 см.

Хозяйственное значение сосен очень велико. Древесина используется в жилищном строительстве, кораблестроении, в вагоностроении, в столярном и мебельном производстве. Смолу используют для изготовления канифоли, скипидара, камфоры. Хвоя содержит большое количество витамина С и каротина, идёт на изготовление хвойно-витаминной муки, применяемой в животноводстве. В декоративном озеленении городов используются мало, поскольку чувствительны к загрязнению воздуха.

Род Тсуга (*Tsuga*) насчитывает 18 видов, распространённых в Северной Америке, Японии, Индокитае. Это деревья, достигающие 60 м высоты. Ископаемые остатки известны из эоцена (около 50 млн. лет назад). Деревья имеют бурую кору с глубокими трещинами, часто слущивающуюся. Листья плоские, одиночные, располагаются двурядно. Мужские шишки сидят в пазухах прошлогодних побегов. Женские располагаются на концах побегов, свисающие, созревают в год образования и после выпадения семян долго остаются на дереве.

Тсуга канадская (*Tsuga canadensis*, рис. 317) образует обширные массивы в Канаде и на севере США. В её древесине отсутствуют смоляные ходы. Широко используется в целлюлозно-бумажной промышленности, в строительстве.

Род Лжетсуга (*Pseudotsuga*) включает до 18 видов, распространённых в Северной Америке, а также в Восточной Азии. Это большие деревья, достигающие 100 м высоты. Листья линейные, плоские, похожи на листья пихт. Отличительными особенностями строения древесины являются спиральные утолщения трахеид и наличие вертикальных и горизонтальных смоляных ходов, окружённых толстостенными эпителиальными клетками. Мужские шишки одиночные, цилиндрические, сидят в пазухе хвои. Женские располагаются на верхушках побегов, яйцевидные, свисающие. Кроющие чешуи длинные, трехлопастные. Созревают шишки в конце года и широко раскрываются, освобождая семена. Одним из самых распространённых видов является Лжетсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*, рис. 318), имеющая обширный ареал на западе Канады и США на побережье Тихого океана.

Порядок Кипарисоподобные - *Cupressales*

Представлен древесными и кустарниковыми видами, у которых в древесине отсутствуют смоляные ходы. Женские шишки *cupressus*-типа, семяпочки располагаются на спорофиллах. Порядок включает два семейства - Таксодиевые (*Taxodiaceae*) и Кипарисовые (*Cupressaceae*).

Семейство Таксодиевые (*Taxodiaceae*) представлено видами, являющимися "живыми ископаемыми". Это остатки некогда процветавшего семейства, возникшего 140 млн. лет назад. К настоящему времени виды этого семейства занимают небольшие площади в Северной Америке и Восточной Азии. Большинство родов семейства монотипные

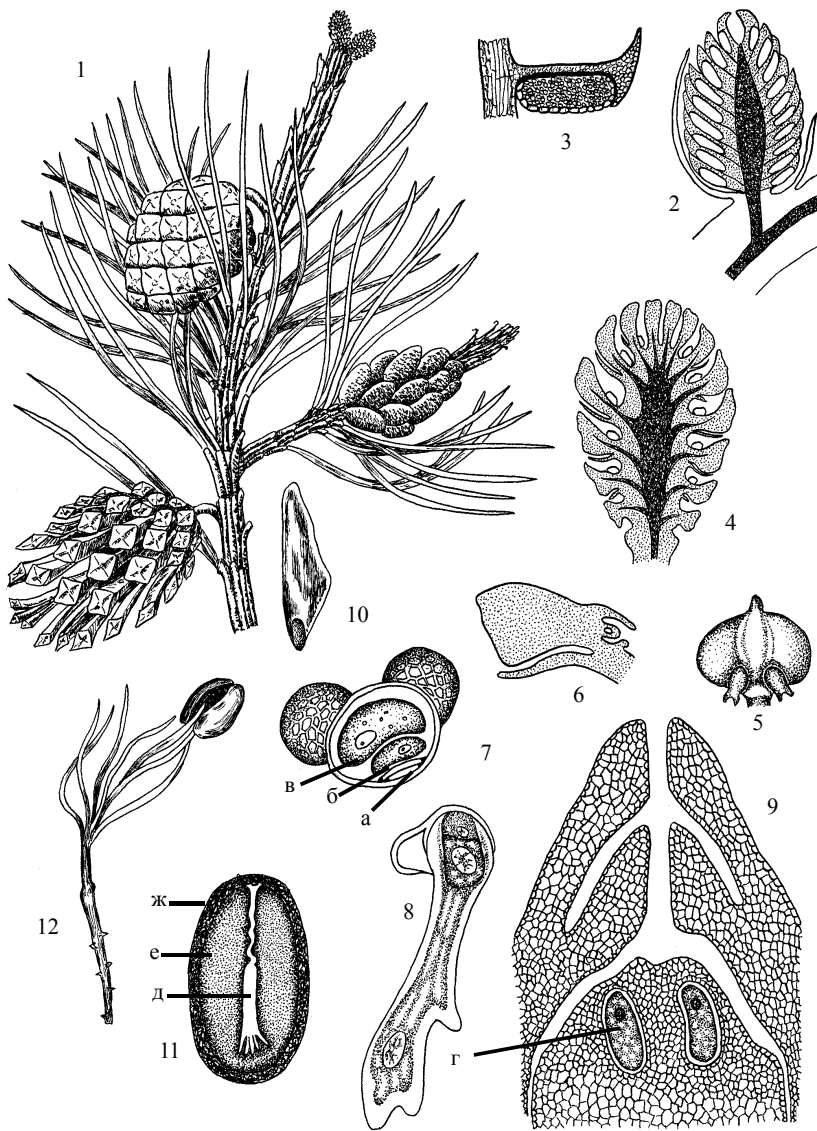


Рис. 316. *Pinus sylvestris*: 1 - часть побега с мужскими шишками и женскими шишками разного возраста; 2 - микростробил в разрезе; 3 - микроспорофилл в разрезе; 4 - мегастробил в разрезе; 5 - семенная чешуя с двумя семяпочками; 6 - продольный разрез через семенную и кроющую чешуи; 7 - мужской гаметофит внутри микроспоры (а - проталлиальные клетки; б - вегетативная клетка; в - генеративная клетка); 8 - мужской гаметофит с проросшей пыльцевой трубкой; 9 - верхняя часть семяпочки в разрезе с женским гаметофитом (г - архегоний); 10 - семя; 11 - семя в разрезе (д - зародыш; е - эндосперм; ж - семенная кожура); 12 - проросток

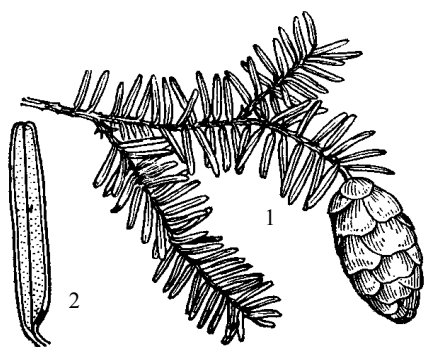


Рис. 317. *Tsuga canadensis*: 1 - побег с женской шишкой; 2 - лист

(представлены одним видом). Это крупные деревья, у многих видов наблюдается веткопад (опадение олиственных побегов). Листья линейные, игловидные или чешуевидные, расположены обычно спирально, иногда супротивно. Шишки раздельнополюе, обычно одиночные. Микроспоры без воздушных мешков. Кроющие и семенные чешуи срстаются друг с другом на раннем этапе развития шишки. Семязачатков от 2 до 9. Мужские гаметофиты не имеют проталлиальных клеток. Женские содержат от 4 до 60 архегониев. Семена

бескрылые, снабжены небольшим выростом интегумента.

Секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*, рис. 319, 1) названа в честь вождя индейцев, изобретшего алфавит племени чириков. Образует довольно обширные массивы на узкой полосе тихоокеанского побережья Северной Америки. Отдельные экземпляры достигают высоты 110-112 м при диаметре ствола 6-11 м. Побеги плоские, листья расположены двурядно, линейно-ланцетные, до 2 см длины. Женские шишки шаровидные, мелкие, 2-3 см в диаметре, созревают за один сезон. Семенные чешуи несут от 3 до 7 семяпочек.

Секвойядендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum*, рис. 319, 2), или мамонтово дерево, имеет еще более узкий ареал. Он встречается в Калифорнии. В настоящее время все массивы взяты на учет, некоторые объявлены аповедниками. Отдельные экземпляры достигают 100 м высоты при диаметре ствола 10 м, доживают до 3500-4000 лет. Листья узколанцетные, спирально расположенные, мелкие, 3-6 мм длиной. Шишки яйцевидные, 5-8 см длиной, созревают на второй год. Семенные чешуи с 3-14 семяпочками. В настоящее время Секвойя и Секвойядендрон широко распространены в культуре.

Метасеквойя глиптостробусовая (*Metasequoia glyptostroboides*, рис. 320) первоначально была описана в 1941 г. по ископаемым остаткам, а в 1944 г. обнаружена растущей в центральной части Китая. В настоящее время известно всего около 1000 экземпляров этого растения. Некоторые деревья достигают высоты 30-35 м и имеют возраст 600 лет. Мужские шишки собраны в длинные редкие безлиственные "колоски", женские одиночные, имеют длинные олиственные ножки. Листья на побегах

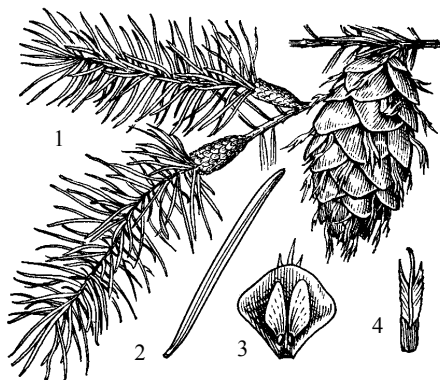


Рис. 318. *Pseudotsuga menziesii*: 1 - побег с женской шишкой; 2 - лист; 3 - семенная чешуя; 4 - кроющая чешуя

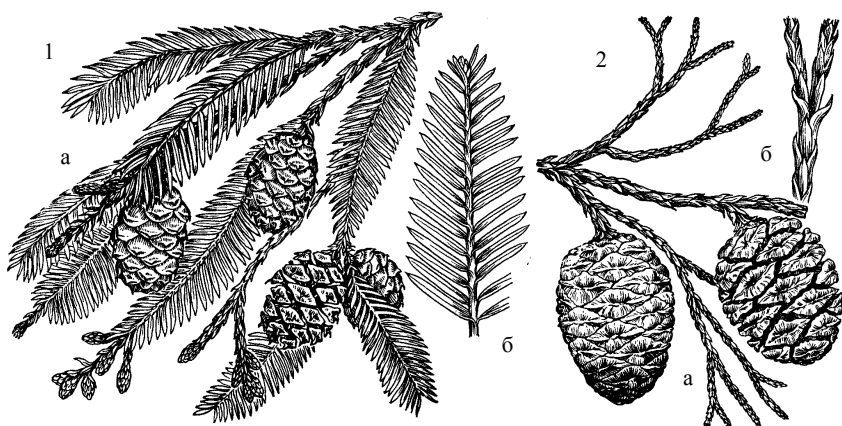


Рис. 319. 1 - *Sequoia sempervirens*; 2 - *Sequoiadendron giganteum* (а - побег с шишками; б - олистный побег)

располагаются супротивно. Укороченные побеги на зиму опадают.

Таксодиум двурядный, или Болотный кипарис (*Taxodium distichum*, рис. 321,1), растет по берегам рек и на болотах юго-востока Северной Америки. Это деревья 40-45 м высотой с широко распростертой кроной. Корневая система очень мощная, хорошо удерживает растение в илстом субстрате. На корнях образуются вертикальные выросты - дыхательные корни (пневматофоры), имеющие коническую или бутылевидную форму и возвышающиеся на 1-2 м над уровнем почвы. Побеги двух типов - удлиненные и укороченные. Удлиненные несут спирально расположенные листья, в пазухах которых расположены укороченные побеги, листорасположение на которых двурядное. Эти побеги ежегодно опадают. Мужские шишки мелкие, собраны в редкие "колоски". Женские шаровидные или яйцевидные, 2-3 см длиной, располагаются на прямой короткой ножке. Семенная чешуя несет 2 семечки. По созреванию шишки рассыпаются. Семена бескрылые, трехгранные, до 15 мм длины, созревают в первый год. Вид широко распространен в культуре.

Куннингамия ланцетовидная (*Cunninghamia lanceolata*, рис. 321,2) растет в Центральном и Южном Китае. Это дерево высотой до 50 м с почти мутовчатым расположением ветвей. Листья линейно-ланцетные, серповидно изогнутые, жесткие, кожистые, достигают длины 7 см. Растет в горах, на высотах от 1000 до 3600 м над уровнем моря. Мужские шишки мелкие, собраны на концах побегов в плотную "головку". Женские яйцевидные, до 10 см длиной, собраны группами по 3-5. Растение обладает прочной не гниющей древесиной. Китайцы называют его "деревом гробов", которые изготавливаются из её древесины. Распространена в парковой культуре Крыма и Кавказа.

Криптомерия японская (*Cryptomeria japonica*, рис. 322) растет в Японии и Юго-Восточном Китае. Это дерево, достигающее высоты 60 м. Кора на стволе отслаивается полосами. Листья располагаются спирально, шиловидные, изогнутые. Мужские шишки собраны в плотные "колоски". Женские округлые, 1,5-2 см в диаметре. Семенные и кроющиеся чешуи срастаются краями, причем семенные более длинные, с 4-5 ланцетными зубцами. Семена овально-треугольные, с узкими крыльями. Широко распространена в культуре, особенно на Кавказе, где используется для создания лесозащитных полос на чайных и цитрусовых плантациях.

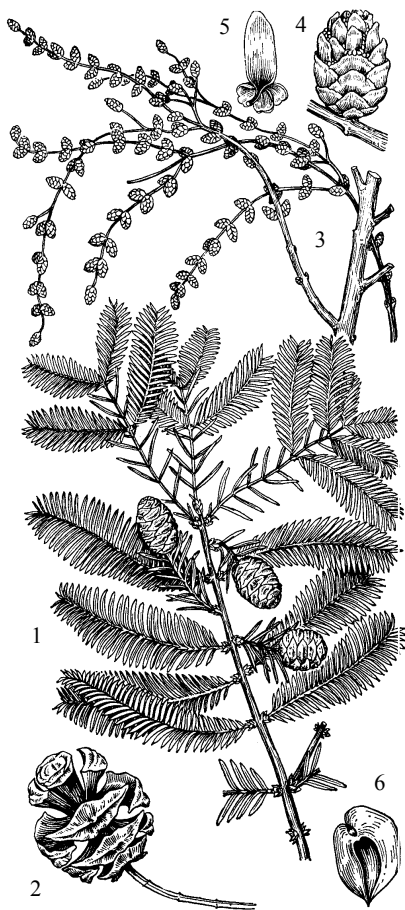


Рис. 320. *Metasequoia gliptostroboides*: 1 - побег с шишками; 2 - женская шишка; 3 - побег с микростробилами; 4 - микростробил; 5 - микроспорофилл с микроспорами; 6 - семя

Семейство Кипарисовые (*Cupressaceae*) насчитывает 19 родов и около 130 видов, широко распространенных как в южном, так и в северном полушариях. Это вечнозеленые кустарники или деревья. Смоляные ходы в древесине отсутствуют, но имеются одиночные смоляные клетки - идиобласты. Листья чешуевидные или игловидные, располагаются супротивно или мутовчато. В листе имеется проводящий пучок, под которым идет смоляной канал. Мужские шишки мелкие, одиночные, развиваются на верхушках укороченных побегов. Женские состоят из нескольких пар перекрестно-парных или мутовчатых деревянистых чешуй. У некоторых представителей чешуи мясистые, сростаются между собой, образуя "шишкоягоду".

Род Туевик (*Thujaopsis*) является монотипным родом, представленным одним видом - Туевик долотовидный (*Thujaopsis dolabrata*, рис 323), растущим в густых влажных лесах Японии. Это вечнозеленое однодомное растение с пирамидальной кроной, достигающее высоты 30 м. Молодые побеги расположены двурядно, в одной плоскости. Хвоя накрест супротивная, чешуевидная. Женские шишки шаровидные, до 1,5 см в диаметре, с 8-10 чешуями, из которых плодущие только средние. Семена сплюснутые, с двумя узкими крыльями. Широко культивируется.

Род Туя (*Thuja*) насчитывает 5 видов, распространенных в Северной Америке и Юго-Восточной Азии. Это деревья или кустарники с накрест супротивными чешуйчатыми листьями.

Туя западная (*Thuja occidentalis*, рис. 324,2) является наиболее распространенным в культуре видом. Это дерево, достигающее 10 м высоты. Молодые побеги ориентированы горизонтально. Хвоя 3-4 мм длиной, темно-зеленая. Шишки продолговатые, 10-15 мм длиной, зеленого цвета, зрелые - светло-бурые. Чешуи кожистые, несут по 2 семечки. Семена с двумя узкими крыльями.

Род Плоскоцветочник (*Platycladus*) является монотипным, представлен одним видом - Плоскоцветочником восточным (*Platycladus orientalis*, рис. 324,1), распространенным в Северном Китае. Это дерево или кустарник, достигающий 15 м высоты. Молодые побеги ориентированы



Рис. 321. 1 - *Taxodium distichum* (а - побег с шишками; б - побег с микростробилами); 2 - *Cunninghamia lanceolata* (в - побег с шишками; г - побег с микростробилами; д - шишечная чешуя)

вертикально. Хвоя чешуевидная, накрест супротивная, сизо-зеленая. Шишки обратнотройчедные, 10-15 мм длиной, молодые голубовато-зеленые, зрелые - буро-фиолетовые. Семенные чешуи наверху с крючковидным отростком, несут 2 семечки. Семена бескрылые. Широко распространен в культуре.

Род Кипарис (*Cupressus*) насчитывает около 20 видов, распространенных в теплых областях Европы, Азии и Северной Америки. Это однодомные вечнозеленые деревья с пирамидальной или раскидистой кроной. Листья мелкие, чешуевидные, накрест супротивные, плотно прижаты к стеблю. Мужские шишки одиночные, мелкие, спорофиллы несут 2-6 микроспорангиев. Женские шишки округлые, с мутовчато расположенными чешуями, несущими по 20 семечек. По созревании шишки становятся деревянистыми. Созревают шишки на второй год, семена имеют небольшие крылья. В культуре широко распространен Кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens*, рис. 325), разводимый в Крыму и на Кавказе (родина Иран, Сирия).

Род Можжевельник (*Juniperus*) насчитывает около 70 видов, произрастающих в северном полушарии. Большинство видов растут в горах. Это вечнозеленые кустарники, иногда стелющиеся. Листья расположены в мутовках по 3 или накрест супротивно, игольчатые или чешуйчатые. Большинство представителей -

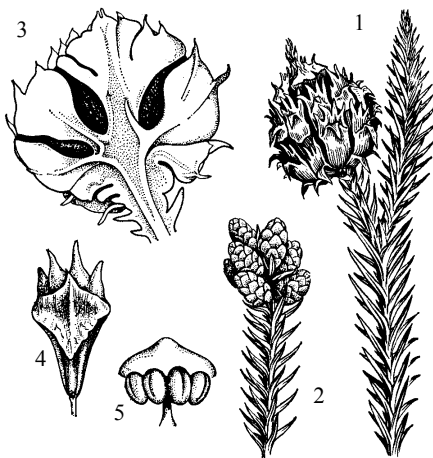


Рис. 322. *Cryptomeria japonica*: 1 - побег с женской шишкой; 2 - побег с мужскими шишками; 3 - мегастробил в разрезе; 4 - шишечная чешуя; 5 - микроспорифилл с микроспорангиями

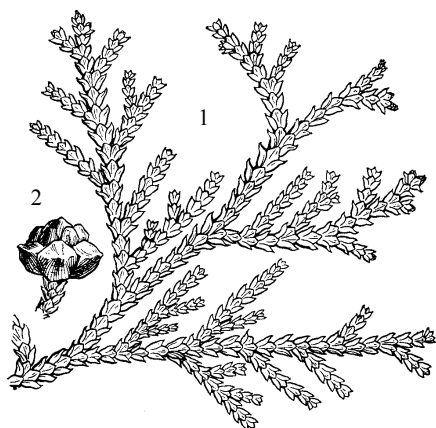


Рис. 323. *Thujiopsis dolabrata*: 1 - вегетативный побег; 2 - мегастробил

двудомные растения. Мужские шишки располагаются поодиночке или группами, спорофиллы несут 3-6 микроспорангиев. Женские шишки располагаются на верхушках укороченных побегов. Они состоят из оси, на которой расположены бесплодные чешуи, а на вершине побега находятся 3 семенные чешуи, несущие по 1 семяпочке. После оплодотворения чешуи разрастаются, становятся мясистыми и срастаются между собой, образуя сочную шишку - "шишкоягодую". Созревают шишки на второй или на третий год. Они становятся мягкими, сине-черными, покрыты восковым налетом. Семена

распространяются животными, поедающими шишки.

Можжевельник продолговатый (*Juniperus oblonga*, рис. 326,1) - кустарник или дерево 6-8 м высоты. Хвоя иглообразная, располагается в мутовках по 3, 16-20 мм длиной, жесткая. Шишкоягоды шаровидные, 5-9 мм в диаметре, зрелые - черные, со слабым сизым налетом. Родина - Кавказ. Встречается повсеместно от предгорий до 2300 м. Растет на открытых каменистых склонах, в зарослях кустарников.

Можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*, рис. 326,2) - кустарник с лежащими или приподнимающимися ветвями. Побеги темно-зеленые. Хвоя накрест супротивная, при растирании с неприятным запахом, 1-2 мм длины. Растение двудомное. Шишкоягоды одиночные, зрелые - бурочерные, с сизым налетом. Распространен в Южной и Средней Европе, на Кавказе, в Сибири. Растет на сухих склонах в предгорных и горных районах. Широко распространен в культуре. Листья и шишкоягоды ядовиты.

Порядок Подocarповые - *Podocarpaceae*

Порядок представлен одним семейством Подocarповые (*Podocarpaceae*), насчитывающим около 140 видов деревьев и кустарников,

населяющих влажные районы южного полушария. Листья очередные, реже супротивные, разнообразной формы - от чешуйчатых или иглообразных до плоских, достигающих 12 см длины и 3,5 см ширины. Мужские шишки одиночные, каждый микроспорофилл несет 2

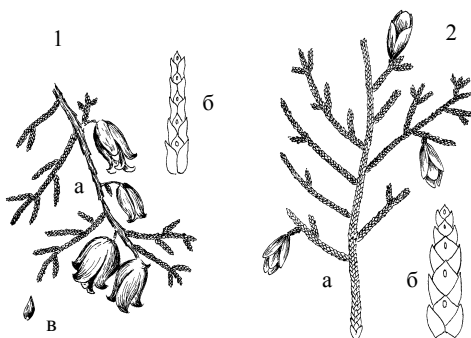


Рис. 324. 1 - *Platycladus orientalis*; 2 - *Thuja occidentalis* (а - побег с шишками; б - вегетативный побег; в - семя)

микроспорангия. Женских шишек не образуется, семяпочки одиночные, окруженные видоизмененной семенной чешуей - эпиматием (taxus-тип стробила). У многих видов семена напоминают плоды вишни, сидящие на сочной ножке - рецептакуле. В мужском гаметофите формируется от 4 до 8 проталлиальных клеток. Женский гаметофит окружен хорошо развитой оболочкой макроспоры, начинает формироваться путем деления ядер без образования клеточных стенок. Количество ядер достигает 256 (прототип зародышевого мешка).

Род Подокарп, или Ногоплодник (*Podocarpus*), является самым крупным родом среди хвойных и насчитывает около 115 видов. Это двудомные растения, достигающие 80 м высоты, иногда низкие кустарники.

Подокарп крупнолистный (*Podocarpus macrophyllus*, рис. 327)

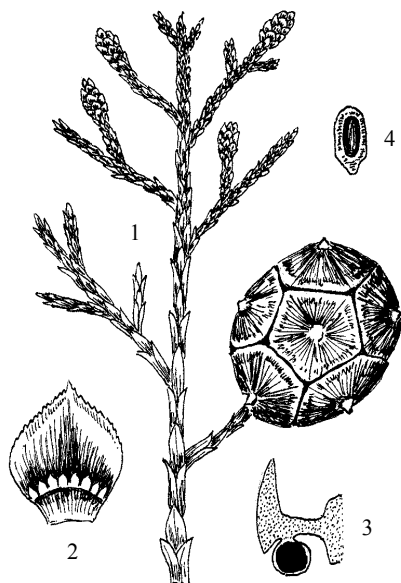


Рис. 325. *Cupressus sempervirens*: 1 - побег с мега- и микростробилами; 2 - семенная чешуя с семяпочками; 3 - микроспорифилл с микроспорангием в разрезе; 4 - семя

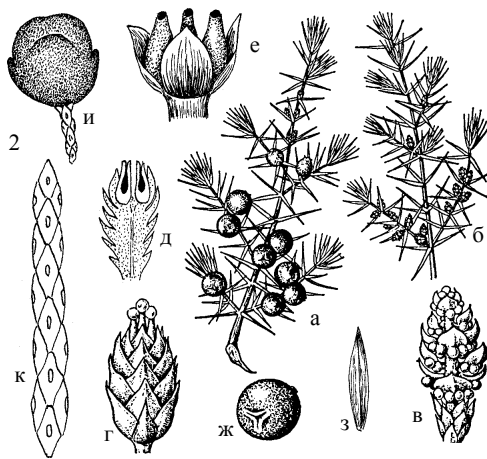


Рис. 326. 1 - *Juniperus oblonga* (а - побег с мегастробилами; б - побег с микростробилами; в - микростробил; г - макростробил; д - макростробил в разрезе; е - семяпочки; ж - шишкоягода; з - лист); 2 - *J. sabina* (и - шишкоягода; к - олистивный побег)

распространен в Китае и в Японии. Это дерево 12-15 м высотой с кожистыми ланцетными листьями, достигающими 10 см длины и 1 см ширины. Эпиматий, окружающий семяпочку, становится сочным и приобретает фиолетовый цвет, покрывается сизым налетом и достигает размеров 7-9 мм. Рецептакул сочный, ярко-красного цвета, в несколько раз больше эпиматия с семенем.

Род Паразитакус (*Parasitaxus*) является монотипным родом, который представлен одним видом - Паразитакусом опаленным (*Parasitaxus ustus*, рис. 328). Это уникальное

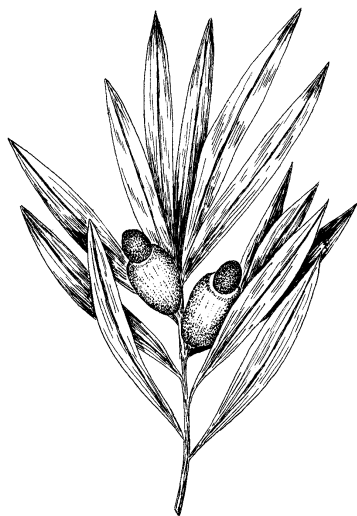


Рис. 327. *Podocarpus macrophyllus*

листовидно расширенные побеги - филлокладии. Распространены Филлокладусы на островах Новой Гвинеи, острове Тасмания и в Новой Зеландии.

Филлокладус асплениевый (*Phyllocladus aspleniifolius*, рис. 329) растет на острове Тасмания. Это дерево 5-20 м высоты с филлокладиями, похожими на листовые сегменты папоротника Асплениума. Эти плосковетки сохранили четкий след своего стеблевого происхождения - центральный цилиндр. Настоящие листья имеются только у проростков. Семена окружены эпиматием, окрашенным в красный цвет.

Порядок Тисоподобные - *Taxales*

Порядок представлен деревьями и кустарниками с плоской хвоей. Особенностью порядка является то, что семяпочка окружена воротничковидной "кровелькой" (ариллусом), которая морфологически соответствует семенной чешуе других хвойных, в том числе эпиматию Подокарпоподобных (*taxus*-тип стробила). Порядок включает 2 семейства: Головчатотисовые (*Cephalotaxaceae*) и Тисовые (*Taxaceae*).

Семейство Головчатотисовые (*Cephalotaxaceae*) представлено одним родом, насчитывающим 6 видов, распространенных в Юго-Восточной Азии. Это вечнозеленые двудомные деревья 10-15 м высотой с

растение, единственный настоящий паразит среди хвойных. Растение маленькое, до 25 см высоты, сильно ветвистое, лишенное хлорофилла и имеющее красноватую или пурпуровую окраску. Листья чешуйчатые, мелкие, мясистые. Поселяется не только на корнях деревьев, но и на стволах. Корни паразита пронизывают кору, располагаясь между ней и древесиной. Большинство из них распространяется вверх на большую высоту и лишь некоторые спускаются вниз. Растение очень редкое, с узким ареалом (Новая Каледония), нуждается в охране.

Род Филлокладус (*Phyllocladus*) представлен 5 видами. Это деревья до 30 м высоты с мутовчато расположенными ветвями. Особенностью видов этого рода является отсутствие настоящих листьев. Их функцию выполняют

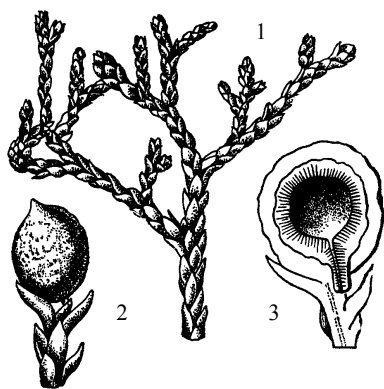


Рис. 328. *Parasitaxus ustus*: 1 - часть побега; 2 - семя; 3 - семя в разрезе

супротивными или мутовчатыми ветвями. Листья расположены двурядно.

Головчатотис костянковый (*Cephalotaxus drupacea*, рис. 330) распространен в горах Китая и Японии. Это дерево, достигающее 15 м высоты. Мужские шишки собраны в головчатые образования. В таком шаровидном собрании развивается 6-12 микростробилов, каждый из которых имеет свою кроющую чешую и несет 7-12 микроспорофиллов. К верхушке микроспорофилла прикрепляется 3 микроспорангия. Микроспоры без воздушных мешков, мужской гаметофит без проталлильных клеток. Женские шишки мелкие, располагаются в пазухах прошлогодних побегов, сидят на удлинненной ножке и головчато утолщены на верхушке. На оси шишки крестообразно располагаются 3-4 пары семенных чешуй, в пазухах которых расположены по 2 семечки. Каждая семечка у основания окружена воротничковидным эпиматием, который превращается затем в мясистый покров. Из всех семечек в шишке развивается лишь одна, остальные отмирают. Растение распространено в культуре на Кавказе.

Семейство Тисовые (*Taxaceae*) представлено 5 родами и около 20 видами, распространенными в северном полушарии. Самым крупным родом является род Тис (*Taxus*), насчитывающий 8 видов.

Тис ягодный (*Taxus baccata*, рис. 331) - дерево до 20 м высоты, распространен в Западной Европе, Северной Африке, Малой Азии, в Крыму и на Кавказе. Отдельные экземпляры имеют возраст 2-3 тыс. лет. Древесина очень твердая, не поддается гниению, высоко ценится. Растения однодомные. Мужские шишки развиваются на нижней поверхности ветвей и состоят из зонтиковидных спорофиллов, имеющих диск и ножку. К нижней стороне диска прикрепляется 6-8 микроспорангиев, срастающихся с ножкой. Микроспоры без воздушных мешков, мужской гаметофит без проталлиальных клеток. Женских шишек не образуется. Семечка располагается на конце короткого побега. У основания она окружена чашевидным валиком (кровелькой, или ариллусом), который сильно разрастается после оплодотворения, образуя мясистый покров - "ягоду".



Рис. 329. *Phyllocladus aspleniifolius*: 1 - часть побега с семенами; 2 - проросток с настоящими листьями в нижней части

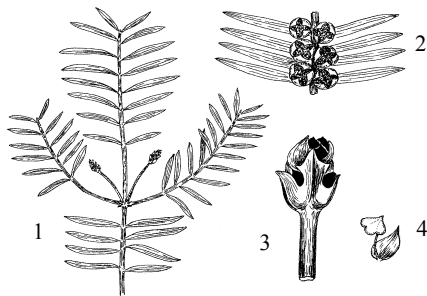


Рис. 330. *Cephalotaxus drupacea*: 1 - побег с женскими шишками; 2 - побег с микростробилами; 3 - женская шишка; 4 - микроспорофилл с микроспорангием

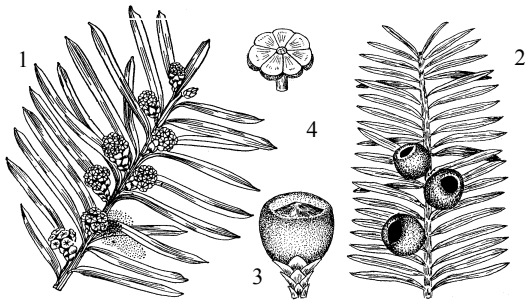


Рис. 331. *Taxus baccata*: 1 - побег с микростробилами; 2 - побег с семяпочками; 3 - семя с ариллусом; 4 - микроспорофилл

Все части растения, кроме "ягоды", ядовиты. Тис ягодный - древний, вымирающий вид, его ареал необратимо сокращается.

Сосновидные филогенетически связаны с Кордаитантовыми, что прослеживается в стробильной структуре генеративных органов. В процессе эволюции эти струк-

туры претерпели значительные изменения. Наиболее примитивные шишки у ископаемых Сосновидных. Так у Лебахиеподобных семенной чешуи нет, семяпочки располагаются на укороченных олистевных пазушных побегах. У Вольтциеподобных эти побеги имеют дорзовентральное строение. У Подозамитоподобных семенные и кроющие чешуи срастаются и появляется лопастная семенная синчешуя. Таким же образом устроена и шишка современных Араукариеподобных. У Кипарисоподобных даже в онтогенезе не выявляется синтетический характер семянесущей структуры, и считается, что женская шишка состоит из оси, на которой сидят макроспорофиллы со спорангиями. Дальнейшая эволюция приводит к редукции макроспорофилла, который образует эпиматий (Подокарпоподобные). У Тисоподобных эта структура полностью редуцирована, семязачатки не связаны со спорофиллами, а сидят на концах укороченных побегов. Филогенетические связи Сосновидных приведены на рисунке 332.

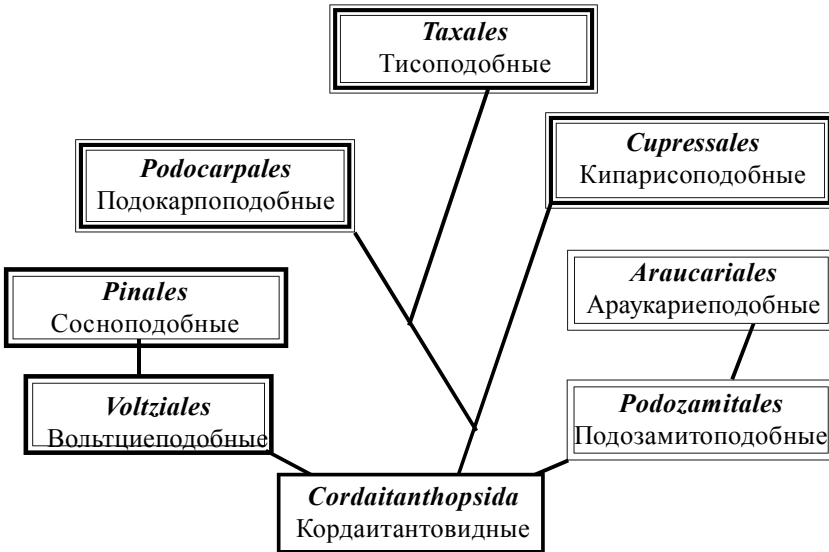


Рис. 332. Схема филогенетических отношений Сосновидных - *Pinopsida*

КЛАСС ИВОВИДНЫЕ - *SALICOPSIDA*

По строению генеративных органов представители этого класса, оставаясь покрытосеменными, не являются цветковыми растениями. Этот таксон занимает обособленное положение в системе покрытосеменных растений и, вероятно, имеет независимое происхождение от неизвестного таксона голосеменных растений, близкого к Кордаитантовидным. Связь с плауновой линией проявляется в строении генеративных органов.

Многие авторы считают цветок и даже его отдельные элементы за сложные образования, включающие осевые и листовые части. Согласно взглядам английского ученого Х. Томаса, плодolistик покрытосеменных - орган сложной природы. Его стенки образованы двумя сросшимися купулами, между которыми заметны следы осевой ткани, а плаценты являются верхушками фертильных ветвей. Эта теория справедлива применительно к покрытосеменным растениям, имеющим отношение к плауновой линии эволюции. Представители класса *Salicopsida* имеют паракарпный гинецей, образованный двумя плодolistиками, как, например, у видов рода Ива и Тополь. Исходной структурой для образования подобного пестика могли быть семяпочки типа Кордаитантовидных (рис. 333). Срастание парных кроющих семяпочку чешуй могло привести к образованию простейшего гинецея с центральным семязачатком. Количество семяпочек в процессе дальнейшей эволюции могло увеличиваться. Если принять такую схему образования пестика, то соцветие Ивы предстает как видоизмененный стробил, на оси которого в пазухах кроющих чешуй в замкнутых купулах располагаются семяпочки. Верхние несросшиеся части образующих купулу чешуй превращаются в воспринимающую пыльцу структуру - рыльце.

Цветки Ивовидных устроены очень просто и называться таковыми могут лишь условно. Они собраны в раздельнополые серёжковидные соцветия, которые после цветения у мужских экземпляров, а у женских после созревания и выпадения семян, целиком опадают. Цветки без околоцветника, сидят в пазухах

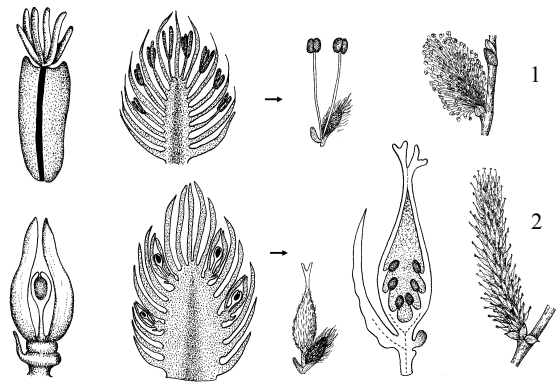


Рис. 333. Один из возможных путей трансформации мужских (1) и женских (2) стробил Кордаитантовидных в соцветия Ивовидных

прицветных чешуй, свободных или сросшихся. У видов рода Ива (*Salix*) имеется так называемый нектарный диск. Растения двудомные.

Класс включает два порядка - Ивоцветные (*Salicales*) и Гарриецветные (*Garryales*), положение которых в современных системах окончательно не установлено.

Порядок Ивоцветные - *Salicales*

Содержит одно семейство (*Salicaceae*) с тремя родами: Ива (*Salix*), Тополь (*Populus*) и Чозения (*Chosenia*). Все представители семейства - деревья и кустарники, распространённые в Северном полушарии. Листья простые, цельные, с прилистниками, расположенными поочередно. Околоцветника нет, цветок находится в пазухе кроющего листа (прицветника). Тычинок в мужском цветке от 2 до неопределённого количества. Пестик образован двумя, реже четырьмя плодолистиками, завязь одногнёздная, с многочисленными, расположенными постенно семязачатками. Плод - коробочка, вскрывающаяся двумя (четырьмя) створками, загибающимися вниз. Семена очень мелкие, с хохолком волосков, распространяются при помощи ветра. Попадая во влажную почву, семена прорастают очень быстро - в первые сутки. За первый год проросток достигает высоты 30-60 и даже 100 см. Прimitивным признаком является отсутствие у семени способности переносить неблагоприятные условия (нет периода покоя), семя сохраняет всхожесть в течение 3-4 недель. Известны халазогамия и многоклеточный археспорий.

Род Ива (*Salix*) насчитывает до 370 видов. Наиболее распространённым видом является Ива козья (*Salix caprea*, рис. 334). Представители этого рода в большинстве своём насекомоопыляемые растения. У основания мужских и женских цветков находится нектарный диск. Цветут ивы обычно рано весной, до распускания листьев, издавая аромат и выделяя большое количество нектара. Мужской цветок имеет всего 2 тычинки, но встречаются ивы с 3, 5 и большим количеством тычинок (до 20). У некоторых видов тычиночные нити сростаются. Кроме того, известны случаи образования обоеполых цветков. Многие виды рода - обитатели сырых мест и берегов водоёмов, с лёгкостью размножаются вегетативно обломками ветвей. Среди ив выделяется группа альпийских и тундровых видов, которые являются низкорослыми и стелющимися кустарничками. У них соцветие обычно находится на вершине побега, как у Ивы травянистой (*Salix herbacea*, рис. 335).

Род Тополь (*Populus*) насчитывает около 30 видов, представленных деревьями. В отличие от ив, тополя - ветроопыляемые растения. Цветки располагаются на цветоножках, с бокальчатым околоцветником. Тычинок от 6 до 40, гинецей из 2-4 плодолистиков. Рыльце пестика хорошо развито, приспособлено к ветроопылению. Почки и листья тополей выделяют смолистые вещества.

Одним из широко распространённых видов является Осина, или Тополь дрожащий (*Populus tremula*, рис. 336). Листья и почки этого вида не содержат смолистых веществ. Прицветные чешуи чёрные, бахромчато рассечённые и густо опушённые длинными волосками. Гинецей из двух плодолистиков, коробочка маленькая, узкая. Деревья недолговечны, дают обильную поросль от корней, особенно после рубки. Листья с широкой, волнистой листовой пластинкой и плоским черешком.

Другим широко распространённым видом является Осокорь, или Тополь чёрный (*Populus nigra*, рис. 337). У него дельтовидные листья с длинным черешком, в молодом состоянии выделяющие смолу. Приручен к пойменным местообитаниям.

Среди тополей имеется два вида, относящихся к так называемым белым тополям. Они лишены смолы и имеют маленькую узкую коробочку и густо опушённое соцветие. Характерной особенностью являются пальчаторассечённые листья молодых побегов и белое опушение нижней поверхности листа. В Европе, на Кавказе, в Малой Азии и Южной Сибири распространён Тополь белый (*Populus alba*, рис.

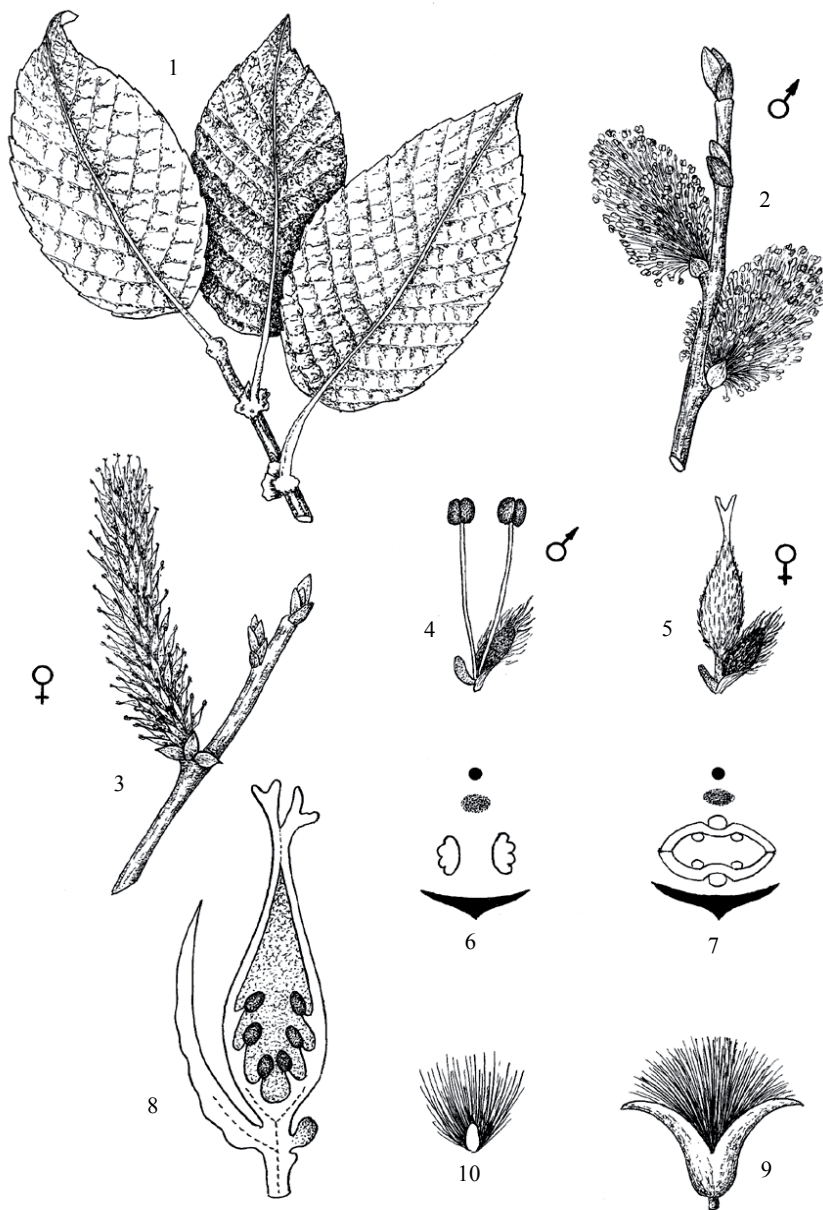


Рис. 334. *Salix caprea*: 1 - часть вегетативного побега; 2 - мужское соцветие; 3 - женское соцветие; 4 - мужской цветок; 5 - женский цветок; 6 - диаграмма мужского цветка; 7 - диаграмма женского цветка; 8 - женский цветок в разрезе; 9 - вскрывшийся плод; 10 - семя

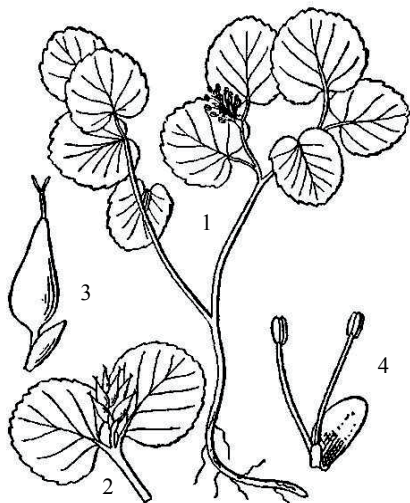


Рис. 335. *Salix herbacea*: 1 - мужское растение; 2 - часть женского побега; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок

338), широко культивируемый.

Род Чозения представлен всего одним видом - Чозения арбутолистная (*Chosenia arbutifolia*, рис. 339), цветки которой лишены и нектарников, и околоцветника и похожи на цветки Ивы. Это светолюбивое дерево, распространённое на востоке Евразии. Селится только на свежем галечниковом наносе, очень быстро развивает глубоко идущий вертикальный корень. Размножается только семенами. Все попытки размножить её вегетативно успехов не имели.

Ископаемые остатки Ивоцветных известны из меловых отложений. Они возникли на севере, в арктических странах и распространялись оттуда на юг, претерпевая в своём развитии постепенное упрощение цветка путём уменьшения числа тычинок в цветке и установлению их постоянного количества у видов

рода *Salix*, уменьшения количества семяпочек в завязи. Филогенетически более древним является род Тополь, отличающийся большим и неопределённым количеством членов цветка, приспособленностью к опылению ветром. С третичного времени Ивоцветные мало изменились и ископаемые виды их близки к современным. Предположение о том, что их предки имели цветки с хорошо развитым околоцветником и опылялись насекомыми, а затем упростились и перешли к опылению

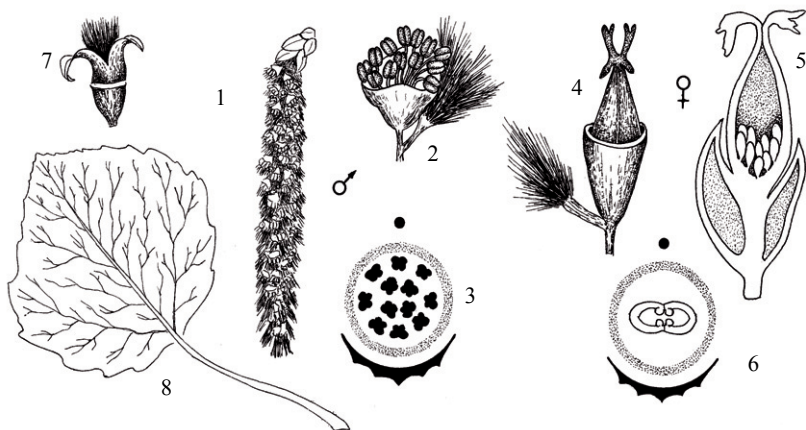


Рис. 336. *Populus tremula*: 1 - мужская серёжка; 2 - мужской цветок; 3 - диаграмма мужского цветка; 4 - женский цветок; 5 - он же в разрезе; 6 - диаграмма женского цветка; 7 - вскрывшийся плод; 8 - лист

ветром и, наконец, снова к насекомопопылению у рода *Salix* заставляет систематиков искать место порядка среди высокоорганизованных покрытосеменных растений. В системе А.Л. Тахтаджяна порядок Ивоцветные помещён рядом с такими порядками, как Фиалкоцветные (*Violales*), Тамарикоцветные (*Tamaricales*), Тыквенноцветные (*Cucurbitales*), имеющими более или менее развитый околоцветник и паракарпный гинецей, последнее свойственно и Ивоцветным. Однако, как уже отмечалось, гинецей покрытосеменных, в том числе и паракарпный, в процессе эволюции формировался разными путями. Тип *Salicales*, несомненно, древний тип, и все его примитивные признаки первичны, о чём свидетельствуют палеоботанические данные.

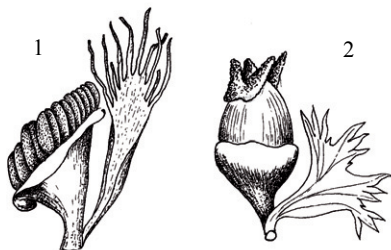


Рис. 337. *Populus nigra*: 1 - мужской цветок; 2 - женский цветок

Порядок Гарриецветные - *Garryales*

Монотипный порядок с одним семейством Гарриевые (*Garryaceae*) и одним родом Гаррия (*Garrya*), ареал которого охватывает юго-западную часть Северной Америки, а также Кубу. Род насчитывает 14 видов, распространённых в основном в горах от 1000 до 3900 метров над уровнем моря, лишь один вид обитает на прибрежных песках - Гаррия эллиптическая (*Garrya elliptica*, рис. 340).

Виды рода Гаррия - вечнозелёные двудомные ветроопыляемые кустарники или деревья с супротивными простыми цельными листьями без прилистников. Листья имеют ксероморфные признаки - они толстые, кожистые, с нижней стороны покрыты густо расположенными волоскам, с мощной кутикулой и толстостенными клетками мезофилла, укрепленного многочисленными склереидами.

Цветки собраны в серёжковидные соцветия, располагаются в пазухах супротивных сросшихся прицветных чешуй. Женские цветки представлены пестиком, образованным двумя плодолистиками с одногнездной верхней завязью, в которой находятся две семяпочки. Мужские цветки имеют цветоножку, на которой располагаются четыре тычинки, чередующиеся с четырьмя чешуевидными листочками околоцветника. Эти чешуйки срастаются на верхушке и препятствуют быстрому выпадению пыльцы, которая постепенно выдувается ветром через щели. Плод - двусемянная ягода, сочная часть которой быстро высыхает и хрупкий экзокарпий долго сохраняется после созревания. Он постепенно разрушается и происходит выпадение семян.



Рис. 338. *Populus alba*: молодой побег



Рис. 339. *Chosenia arbutifolia*: 1 - побег с женскими серёжками; 2 - побег с мужскими серёжками; 3 - мужской цветок; 4 - женский цветок; 5 - плод

Некоторые виды рода выращиваются как декоративные растения. Многие содержат биологически активные вещества - алколоиды, гликозиды и флавоноиды и применяются в народной медицине североамериканскими индейцами. Высокая токсичность экстрактов препятствует их использованию в научной медицине.

В ископаемом состоянии Гарриецветные неизвестны. Возможно, это связано с тем, что предковые формы, как и современные, были приурочены к засушливым или высокогорным местообитаниям, не способствующим сохранению, и эволюция видов шла по пути выработки ксероморфных признаков. Продвинутым признаком является определённое количество тычинок и появление четырёхлопастного околоцветника у мужских цветков. Исходной

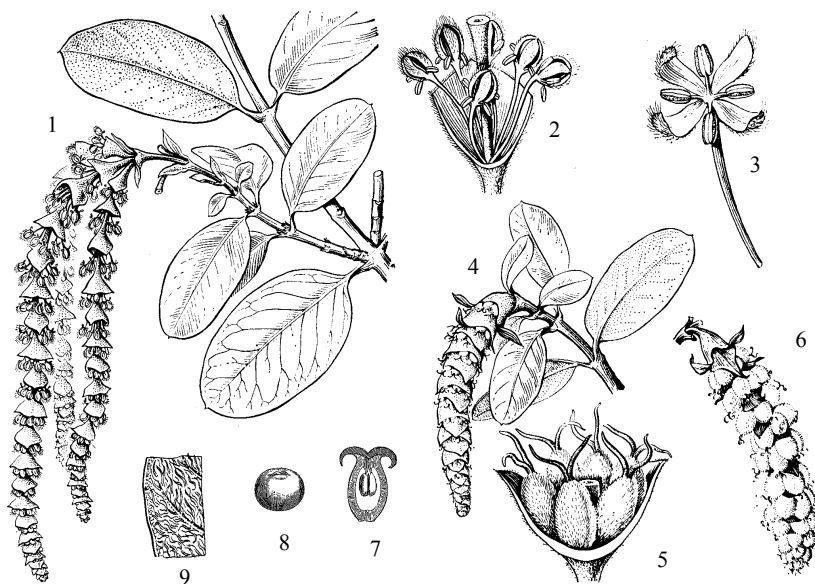


Рис. 340. *Garrya elliptica*: 1 - ветвь мужского растения с соцветием; 2 - часть соцветия с мужскими цветками; 3 - мужской цветок; 4 - ветвь женского растения с соцветием; 5 - часть соцветия с женскими цветками; 6 - соцветие с плодами; 7 - цветок в разрезе; 8 - плод; 9 - часть листа с опушением

структурой такого цветка мог быть цветок типа современных тополей, имеющий короткую цветоножку с чашевидной верхней частью, ставшей лопастной.

В современных монофилетических системах порядок *Garryales* не имеет самостоятельного статуса, а семейство *Garryaceae* относится к порядку Кизиловцветные (*Cornales*). Основанием этому служат некоторые черты сходства морфологии пыльцы, строения устьичного аппарата, химизма. Однако анемофильность, двудомность, верхняя завязь, отсутствие околоцветника у женских цветков, габитуальные признаки генеративных органов сближают этот порядок с Ивовцветными, и во многих системах эти два порядка находятся рядом.

Таким образом, класс Ивовидные (*Salicopsida*) является достаточно хорошо обособленным примитивным таксоном покрытосеменных растений, имеющим независимое происхождение от голосеменных анцестральных форм, близких к Кордаитантовидным.

Филогенетические связи класса *Salicopsida* приведены на рисунке 341.

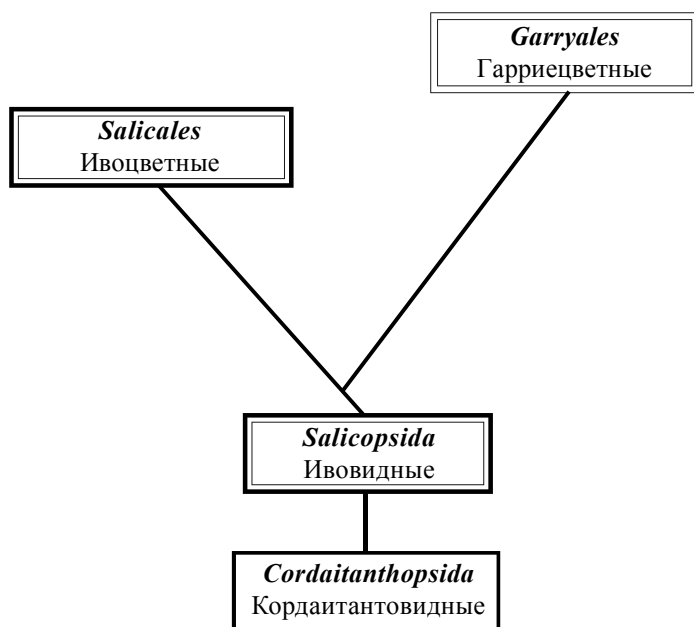


Рис. 341. Схема филогенетических отношений Ивовидных - *Salicopsida*

КЛАСС МИРИКОВИДНЫЕ - *MYRICOPSIDA*

Наиболее примитивные представители класса имеют цветки раздельнополые и без околоцветника, собранные в стробилоподобные серёжковидные, подобные серёжкам Ивовидных, или иного типа соцветия. Отличительной чертой является наличие ценокарпного или псевдомономерного гинецея и однодомность, хотя проявление двудомности также имеет место. В процессе эволюции таксона происходило постепенное совершенствование цветка, который сначала стал однопокровным, а у наиболее высоко организованных представителей двупокровным. Связь с кордаитантоподобными предками менее выражена, чем у Ивовидных, и стробилиарность генеративных органов проявляется у самых примитивных представителей.

Класс подразделяется на два подкласса, занимающих разные эволюционные уровни: Мирикородные (*Myricidae*) и Гвоздикородные (*Caryophyllidae*).

Подкласс Мирикородные - *Myricidae*

Подкласс представлен деревьями и кустарниками с простыми очередными или супротивными листьями с прилистниками или без них. Цветки мелкие, раздельнополые или обоеполые, с простым или двойным околоцветником, часто беспокровные. Растения ветроопыляемые или имеют цветки, приспособленные для опыления насекомыми. Включает следующие порядки: Мирикоцветные (*Myricales*), Орехоцветные (*Juglandales*), Берёзоцветные (*Betulales*), Букоцветные (*Fagales*), Баланоцветные (*Balanopales*), Крапивоцветные (*Urticales*) и некоторые другие.

Порядок Мирикоцветные - *Myricales*

Монотипный порядок, включающий одно семейство Мириковые (*Myricaceae*), насчитывающее 3 рода и более 50 видов, распространённых на всех континентах, за исключением Австралии и Антарктиды. Наиболее известный вид - Мирика болотная (*Myrica gale*, рис. 342), невысокий кустарник (0,5-1,5 м), растущий в умеренных и холодных широтах северного полушария по морским побережьям, берегам рек и озёр. Растения двудомные, ветроопыляемые, цветение начинается до появления листьев, обычно в мае. Цветки собраны в раздельнополые серёжковидные соцветия. Мужские цветки располагаются в пазухах чешуй, состоят из 4 тычинок, имеющих короткие тычиночные нити, сросшиеся у основания. Женские цветки также сидят в пазухах чешуй, состоят из пестика, образованного двумя плодолистиками с коротким столбиком и длинным двулопастным рыльцем.

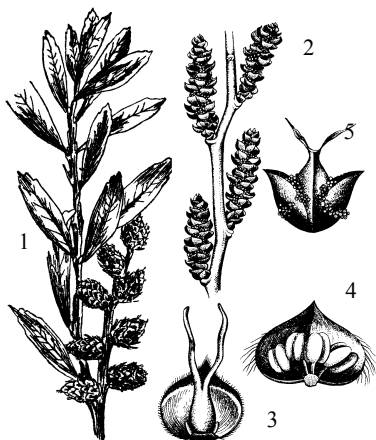


Рис. 342. *Myrica gale*: 1 - побег с женскими соцветиями; 2 - побег с мужскими соцветиями; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок; 5 - плод

Завязь одногнездная, с одним базальным семязачатком, покрытым одинарным интегументом. У основания завязи имеются два прицветника, которые впоследствии разрастаются и сливаются с завязью, образуя на плодах крыловидные выросты. Плод - костянквидный, сухой, покрыт железками и имеет два крыловидных выроста, образованных разросшимися прицветниками. Ось женского соцветия в процессе развития плодов одревесневает и остаётся на растении в течение нескольких сезонов.

У Мирики болотной наблюдается явление изменения пола от сезона к сезону, чаще всего захватывающий целую заросль: растения, дававшие мужские соцветия, в новом сезоне образуют женские, а через год могут стать однодомными, то есть формировать мужские и женские соцветия. Иногда однодомность продлевается на несколько лет. Реже образуются смешанные соцветия, ещё реже - обоеполые цветки.

Монотипный род Комптония (*Comptonia*), единственный вид которого Комптония иноземная (*Comptonia peregrina*, рис. 343), растёт в атлантической Северной Америке, отличается длинными, узкими, перистосложными листьями и наличием прилистников. Кроме того, цветок имеет более развитые прицветники, в пазухах которых имеются зачаточные почки, что является неразвитым дихазием, свойственным соцветиям некоторых других порядков подкласса.

Мирикоцветные в ископаемом состоянии известны из третичных отложений Европы, в том числе и представители рода Комптония. Порядок представляет собой древний тип, игравший в третичное время, а вероятно и ранее, в меловую эпоху, гораздо более крупную роль в растительном покрове земного шара.

Порядок Орехоцветные - *Juglandales*

Порядок содержит одно семейство Ореховые (*Juglandaceae*) с 7 родами и 60 видами. Географическое распространение этого семейства характерно для третичных, вымирающих реликтов. Большинство видов встречается в умеренном поясе Северного полушария, некоторые произрастают в тропиках, но главным образом в горах. Ореховые - деревья с перистосложными листьями без прилистников. Цветки однополые, мелкие, невзрачные, собраны в однополые соцветия, женские иногда одиночные. Мужские цветки зигоморфные, с 2 прицветниками, с 2-100 тычинками. Пыльники двугнездные. Женские - актиноморфные, с 2 прицветниками, с синкарпным гинецеем из 2 плодолистиков. Рыльце крупное, двулопастное. Плод костянквидный, крылатый или бескрылый. Семя крупное, без эндосперма, разделённое на две лопасти. Для представителей семейства характерна халазогамия.

Род Орех (*Juglans*) насчитывает около 20 видов. Наиболее известным

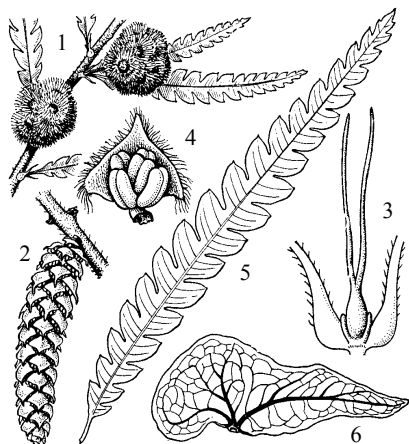


Рис. 343. *Comptonia peregrina*: 1 - побег с плодами; 2 - мужское соцветие; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок; 5 - лист; 6 - прилистник (увеличено $\times 10$)

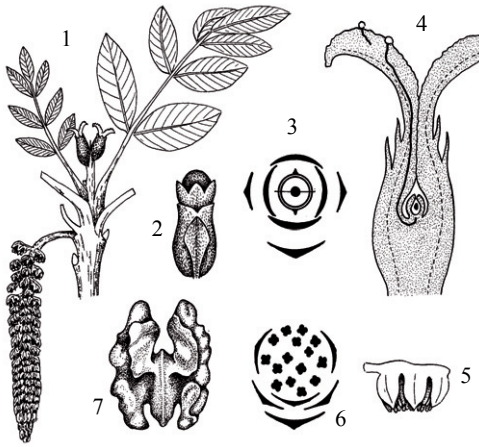


Рис. 344. *Juglans regia*: 1- часть побега; 2 - женский цветок; 3 - диаграмма женского цветка; 4 - женский цветок в разрезе; 5 - мужской цветок; 6 - диаграмма мужского цветка; 7 - семя

является Орех грецкий (*Juglans regia*, рис. 344), дико встречающийся в на Балканах, в Закавказье, Гималаях.

Широко культивируется в Европе и Азии. Пыльниковые цветки собраны в соцветия серёжки. Каждый цветок имеет от 3 до 40 тычинок, окружённых тремя листочками околоцветника. Цветок располагается в пазухе кроющего листа и снабжён двумя боковыми прицветниками. Все эти органы чешуйчатые и сростаются между собой основаниями.

Иногда в цветке присутствует атрофированный пестик. В серёжках в нижних цветках тычинок в

2-3 раза больше, чем в верхних. Пестичные цветки одиночные или располагаются по 2-3 в пазухе кроющего листа и имеют 2 боковых прицветника, обрастающих нижнюю завязь. Околоцветник простой, четырёхчленный, сростнолистный, чешуйчатый. Плодолистиков 2, завязь одногнёздная, с одной прямой семязпочкой. Плод - сухая синкарпная костянка. Твёрдая скорлупа является внутренним слоем плода - эндоспермом, заключающим в себе одно семя, лишенное эндосперма, с двумя крупными морщинистыми семядолями, разделёнными каждая на 2 лопасти. Древесина высоко ценится, семена употребляются в пищу, из них получают масло.

Другие представители семейства имеют более просто устроенные цветки. Виды рода Кария (*Carya*), распространённые в Северной Америке, не имеют околоцветника (Кария белая - *Carya alba*, рис. 345,2). Мужской цветок имеет только 3 прицветника, женский - 4. У Платикарии шишконосной (*Platycarya strobilacea*, рис. 345,1) мужской цветок лишён прицветников и сидит в пазухе кроющего

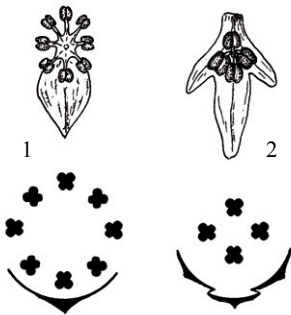


Рис. 345. 1 - *Platycarya strobilacea*; 2 - *Carya alba*: мужские цветки и их диаграммы

листа, женский имеет 3 прицветника, сростаящихся в нижней части с завязью. У Энгельхардии жёсткой (*Engelhardia rigida*, рис. 346) мужские и женские цветки такого же типа, как у орехов, но в женских цветках кроющий лист и 2 прицветника сростаются в тонкое, трёхлопастное крыло, прирастающее к плоду. Плод небольшой, округлый, 5-10 мм в диаметре, а главная лопасть достигает в длину 8 см.

Многочисленные палеонтологические находки представителей порядка *Juglandales* свидетельствуют о том, что они существовали уже в конце мелового периода. Семейство было представлено большим разнообразием видов, которые

были близки к современным и распространялись далеко на север (до Гренландии и Аляски). С древнейших времён многие виды изменились мало и в настоящее время вымирают. Филогенетически это простейшие покрытосеменные, имеющие неясные связи. Наиболее близкими к ним из современных таксонов являются Берёзоцветные (*Betulales*) и Букоцветные (*Fagales*), но у них совершенно отсутствуют такие признаки, как эфирные масла в листьях и перикарпии, перистые листья, базальная плацентация.

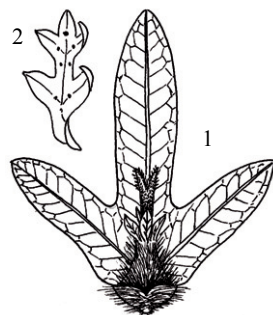


Рис. 346. *Engelhardia rigida*: 1 - женский цветок; 2 - мужской цветок с удалёнными тычинками

Порядок Берёзоцветные - *Betulales*

Представители порядка - деревья и кустарники с очередными простыми, большей частью пальчатыми или зубчатыми листьями с обычно опадающими прилистниками, широко распространенные в умеренных областях северного полушария. Цветки мелкие, раздельнополые, ветроопыляемые. Мужские соцветия серёжковидные, женские - короткие, головчатые, висячие или прямостоячие. Оба типа соцветий сложные, состоящие из сильно редуцированных дихазиев, занимающих боковое положение на главной оси сложного соцветия и располагающихся в пазухе кроющего листа. Центральная ось дихазия заканчивается цветком и образует два боковых ответвления, также заканчивающихся цветками. Количество ветвлений не более трёх. Каждый цветок имеет прицветник. Таким образом, в соцветии имеется 7 цветков, 6 прицветников и 1 кроющий лист (рис. 347). Оси всех порядков сильно укорочены, вследствие чего цветки дихазия образуют тесную группу. Обычно в соцветии развивается от 1 до 3 цветков, остальные редуцируются или видоизменяются. Цветки часто бывают с рудиментами другого пола. Количество частей цветка кратно трём, гинецей состоит из 2 или 3 плодолистиков, завязь 2-3-гнездная, с двумя обратными висячими семяпочками в каждом гнезде. Развивается обычно одна семяпочка. Плод - односемянной орех с твёрдым околоплодником. Многие представители порядка имеют в нуцеллусе многоклеточный археспорий, им свойственна халазогамия и ветвящаяся пыльцевая трубка.

Порядок включает 2 семейства: Берёзовые (*Betulaceae*) и Лещиновые (*Corylaceae*).

Семейство Берёзовые (*Betulaceae*) включает два рода - Ольха (*Alnus*) и Берёза (*Betula*). Это типичные бореальные растения, распространённые в умеренных областях Северного полушария, представленные однодомными листопадными деревьями или кустарниками.

Род Ольха (*Alnus*) насчитывает более 30 видов и является наиболее примитивным в семействе. Пыльниковые и пестичные серёжки появляются за год до цветения, перезимовывают и цветут до появления листьев. У Ольхи клейкой (*Alnus glutinosa*, рис. 348) в мужских серёжках под каждой кроющей чешуей располагается трёхцветковый дихазий, причём при каждом

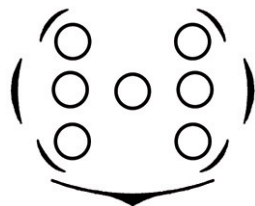


Рис. 347. Диаграмма соцветия *Betulales* и *Fagales*

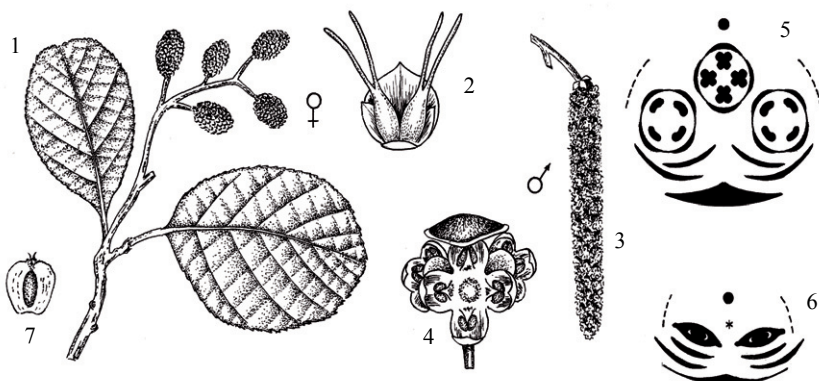


Рис. 348. *Alnus glutinosa*: 1 - побег с женскими серёжками; 2 - женские цветки; 3 - мужская серёжка; 4 - мужские цветки; 5 - диаграмма мужского соцветия; 6 - диаграмма женского соцветия; 7 - плод

цветке имеется 2 прицветника. Прицветники и кроющая чешуя срастаются между собой в один пятилопастный орган, в пазухе которого сидят три мужских цветка. Каждый цветок имеет четырёхлопастный чешуйчатый околоцветник, сростнолистный у основания. Тычинок 4, супротивных листочкам околоцветника. Женские дихазии двучетковые, центральный цветок атрофируется. Прицветные чешуи срастаются, как и в мужских цветках, образуя пятилопастную, ко времени созревания плодов древеснеющую чешую. После созревания плодов чешуи не опадают и вместе с осью соцветия напоминают шишку голосеменных растений. Цветки без околоцветника, пестик образован двумя плодолистиками, с двумя рыльцами и двугнёздной завязью. Плод - бескрылый орешек.

Род Берёза (*Betula*) насчитывает более 60 видов. У видов этого рода в перидерме образуются крупные, горизонтально вытянутые чечевички. Слои пробки легко отслаиваются, содержат в своих клетках порошкообразное вещество бетулин, придающее коре белую окраску. Пыльцевые серёжки закладываются и появляются осенью, а пестичные - в год цветения. У Берёзы повислой (*Betula pendula*, рис. 349) мужские дихазии трёхцветковые, располагаются в пазухе трёхлопастной чешуи. Каждый цветок имеет четырёхлистный околоцветник, в котором боковые листочки не развиваются. Тычинок закладывается 4 и они располагаются против лепестков, но 2 боковые тычинки атрофируются, а передние и задние расщепляются и несут двухкамерные пыльники. Женские дихазии тоже трёхцветковые, располагаются в пазухе чешуи, образованной срастанием кроющего листа и двух прицветников, образующаяся при этом трёхлопастная чешуя у разных видов имеет разную форму и является одним из диагностических признаков. Пестик с двулопастным рыльцем, гинецей синкарпный, завязь двугнёздная, с одной височей семязачкой в каждом гнезде. Плод - орех с широкими крыльями. Пестичные серёжки по созревании плодов распадаются на части.

Семейство Лещиновые (*Corylaceae*) близко к предыдущему и многие систематики объединяют эти семейства в одно. От Берёзовых отличается тем, что мужские цветки одиночные, сидят в пазухах кроющих чешуй, без околоцветника, только с двумя прицветными чешуями и неопределённым количеством расщеплённых тычинок. Женские цветки с околоцветником из нескольких сросшихся между собой чешуевидных листочков. В пазухе каждой прицветной чешуи находится двучетковый

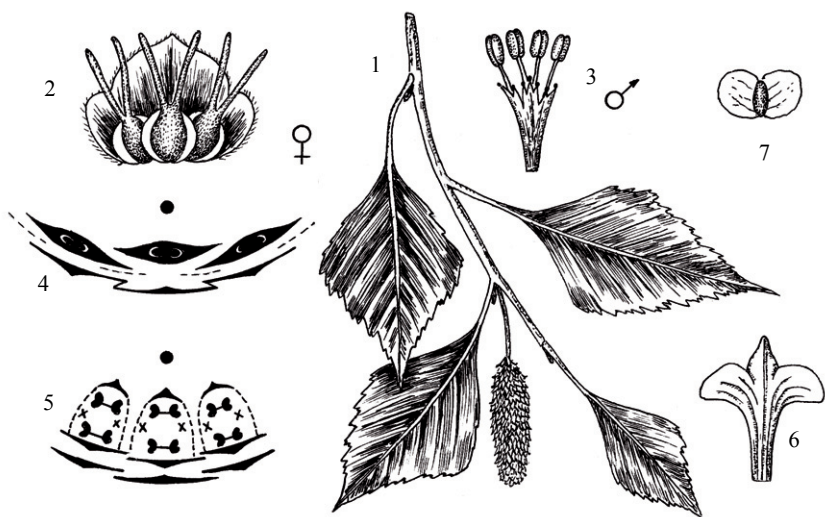


Рис. 349. *Betula pendula*: 1 - побег с женской серёжкой; 2 - женские цветки; 3 - мужской цветок; 4 - диаграмма женского соцветия; 5 - диаграмма мужского соцветия; 6 - кроющая чешуя; 7 - плод

дихазий. Средний цветок атрофируется, но прицветные чешуи остаются. В результате каждый цветок имеет 3 прицветные чешуи, которые срастаются, образуя при плодах травянистую плюску, как у Лещины обыкновенной (*Corylus avellana*, рис. 350,7-11). Таким образом, у Лещиновых каждый цветок имеет собственную плюску, окружающую плод орех. У Граба кавказского (*Carpinus caucasica*, рис. 350,1-6) плюска трёхлопастная, боковые лопасти её в 2-3 раза короче средней. Она окружает плод лишь у основания. У Хмелеграба обыкновенного (*Ostrya carpinifolia*, рис. 351) плод полностью окружён перепончатой мешковидной плюской, сомкнутой наверху.

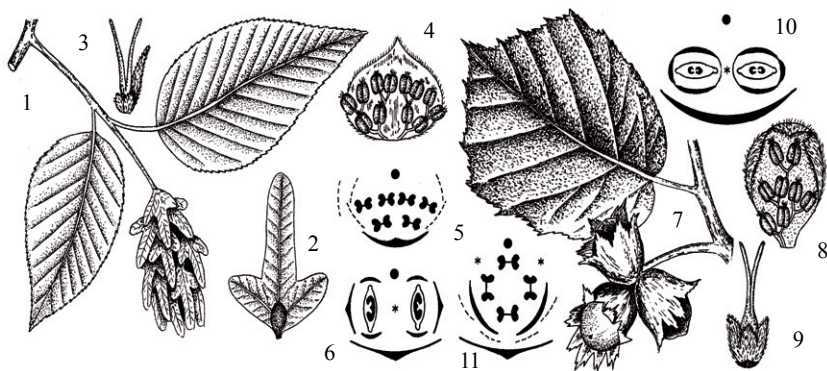


Рис. 350. *Carpinus caucasica*: 1 - побег с плодами; 2 - плод; 3 - женский цветок; 4 - мужское соцветие; 5 - диаграмма мужского соцветия; 6 - диаграмма женского соцветия. *Corylus avellana*: 7 - побег с плодами; 8 - мужской цветок; 9 - женский цветок; 10 - диаграмма женского соцветия; 11 - диаграмма мужского соцветия

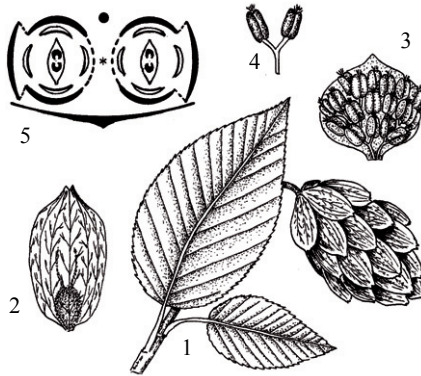


Рис. 351. *Ostrya carpinifolia*: 1 - побег с плодами; 2 - плод в плюске; 3 - мужское соцветие; 4 - тычинка; 5 - диаграмма женского соцветия

бугорками или щетинками, может быть лопастной или цельной. В отличие от Лещиновых, плюска окружает не каждый цветок и плод, а все цветки и плоды, формирующиеся в соцветии.

Цветки с шестичленным чешуйчатым околоцветником, свободным или сросшимся. Тычинок от 4 до 40, с тонкими свободными нитями. Гинецей синкарпный, из трёх плодolistиков (реже их 2-12), завязь трёхгнездная, с двумя висячими семязачками в каждом гнезде, из которых развивается только один. В некоторых случаях околоцветник срастается с завязью, поэтому завязь считается нижней. Порядок монотипный, включает одно семейство.

Семейство Буковые (*Fagaceae*) содержит 8 родов и более 900 видов.

Род Бук (*Fagus*) представлен 10 видами, распространёнными в умеренных широтах Евразии и восточной части Северной Америки. Бук восточный (*Fagus orientalis*, рис. 353, 1-5) растёт на Кавказе и в Малой Азии, образуя местами буковые леса, а в высокогорьях буковые криволесья. Мужские цветки в висячих головчатых дихазидальных соцветиях, с колокольчатой чашечкой и неопределённым числом тычинок (10-20) на длинных нитях. Женские цветки с шестичленным чешуйчатым околоцветником. И в мужских, и в женских дихазидиях развивается по два цветка. Плюска с 4 створками, к моменту созревания плодов сильно разрастается и древеснеет. Плод - трёхгранный орех с острыми рёбрами. В плюске обычно 2 ореха.

Род Дуб (*Quercus*) насчитывает около 450 видов, распространённых в умеренных, субтропических и тропических широтах обоих полушарий. Большинство дубов - высокие деревья, листопадные или вечнозелёные, иногда



Рис. 352. *Castanea sativa*: 1 - диаграмма соцветия; 2 - плоды в плюске

Порядок Букоцветные - *Fagales*

Деревья и кустарники с очередными, редко мутовчатыми простыми листьями от цельных до перистолопастных, с линейными, рано опадающими прилистниками. Цветки в редуцированных дихазиях (рис. 347), раздельнополые, мелкие, ветроопыляемые. Женские дихазии состоят из 1-7 цветков (развивается обычно 1-3 цветка) и окружены у основания плюской, образованной видоизменёнными ветвями соцветия и прицветными чешуями. Плюска обычно покрыта чешуйками, шипами,

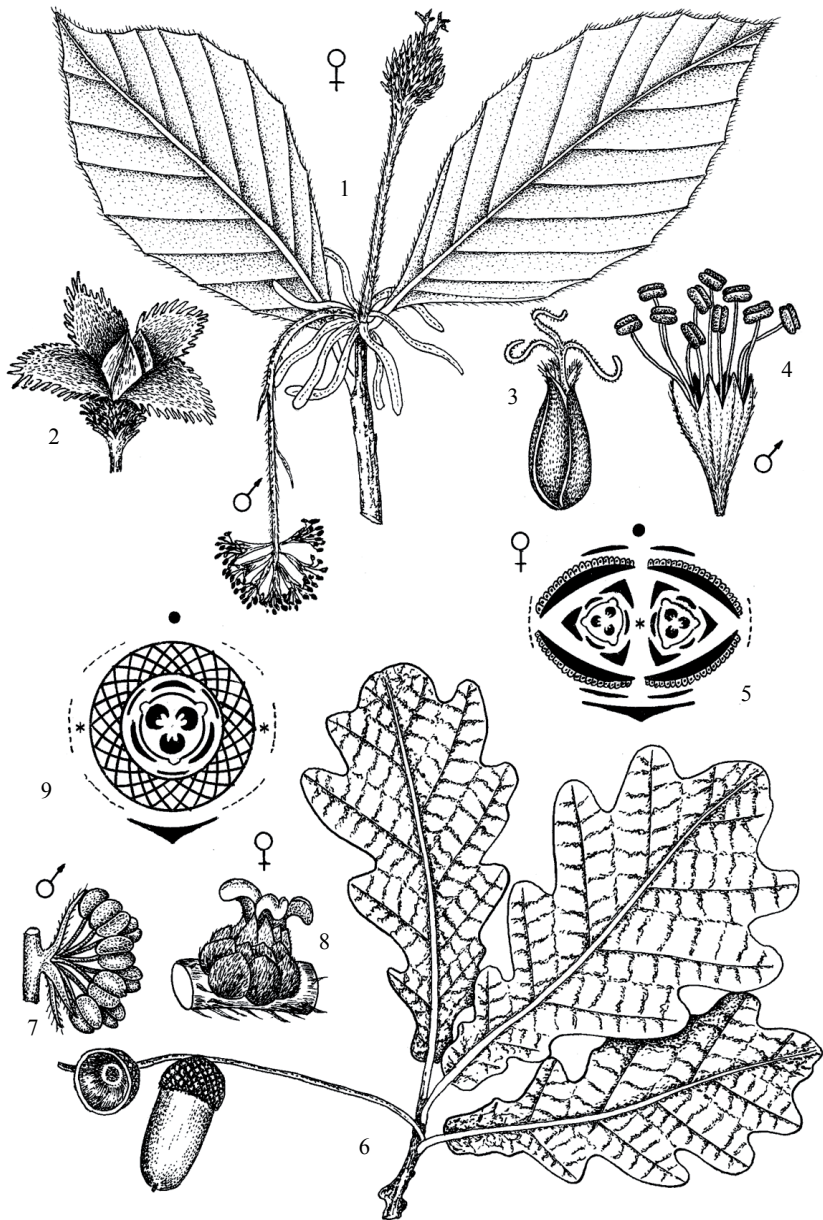


Рис. 353. *Fagus orientalis*: 1 - побег с мужским и женским соцветиями; 2 - плоды в плюске; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок; 5 - диаграмма женского соцветия. *Quercus robur*: 6 - побег с плодом и плюской; 7 - мужской цветок; 8 - женский цветок; 9 - диаграмма женского соцветия



Рис. 354. *Balanops sparsiflora*: 1 - побег с женскими цветками; 2-3 - завязь; 4 - женский цветок с прицветными чешуями

кустарники. Многие дубы - долгоживущие растения, достигающие возраста 700-900 лет, например, Дуб сильный (*Quercus robur*, рис. 353,6-9). В мужских и женских дихазиях развивается только центральный цветок. Мужской цветок имеет шестичленный сростнолистный околоцветник и 6 тычинок. Женский состоит из пестика с 3 короткими столбиками, заканчивающимися длинными рыльцами. В цветке имеется слабо развитый околоцветник из 6 листочков. Прицветники соцветия сростаются, образуя блюдцевидную плюску. Плюска покрыта чешуйками, в отличие от плюски буков цельная, бесшовная.

Род Каштан (*Castanea*)

насчитывает 12 видов, распространенных в субтропиках Евразии и на востоке Северной Америки. Это деревья или кустарники с эллиптическими острозубчатыми листьями, покрытыми снизу микроскопическими головчатыми желёзками. Цветки собраны в колосовидные соцветия. Мужские на жёстких прямостоячих осях в 3-7-цветковых дихазиях, с 6-20 тычинками. Женские дихазии располагаются по 1-3 в основании обоеполых соцветий. Плюска появляется уже во время цветения, покрыта ветвистыми шипами, полностью закрывает орехи, раскрывается 4 или 2 створками. Орехи яйцевидной формы, иногда деформированные благодаря сжатию в плюске, с тонким сухим околоплодником и широким плодовым рубцом при основании. На Кавказе и в Южной Европе растёт Каштан посевной (*Castanea sativa*, рис. 352). Это крупные деревья, достигающие 35 м высоты и до 2 м в диаметре. Их возраст в среднем 200-300 лет. Плоды играют значительную роль в питании населения большинства стран Южной Европы, а в некоторых местностях заменяют хлеб - из сушеных каштанов готовят муку, по питательности почти не уступающую пшеничной.

Ископаемые остатки представителей порядков *Betulales* и *Fagales* известны из мелового периода. Все они, как и современные виды, были ветроопыляемыми растениями. В морфологическом отношении эти порядки занимают более высокую ступень, чем порядок *Juglandales*, что выражается в преобладании цветков с околоцветником, хотя и чешуйчатым, более сложными соцветиями, образованием плюски. Наряду с этим сохранились и примитивные признаки - многоклеточный археспорий, халазогамия (отсутствующая у *Fagales*). Наиболее примитивным является семейство *Betulaceae*, женские цветки которого лишены околоцветника и плюски. У *Corylaceae* появляется чешуйчатый, с неопределённым количеством чешуй околоцветник и частная плюска. Представители семейства *Fagaceae* имеют шестичленный околоцветник и общую плюску и являются самым высокоорганизованным порядком. Явление атрофии, расщепления тычинок есть результат лучшего приспособления к ветроопылению и анемохории. Едва ли можно

согласиться с мнением систематиков, считающих, что *Betulales* и *Fagales* произошли от насекомоопыляемых форм с хорошо развитым, окрашенным околоцветником путём возвращения к ветроопылению и редукцией околоцветника. Эта группа растений изначально примитивна.

Порядок Баланопцветные - *Balanopales*

Монотипный порядок, включающий одноимённое тропическое семейство, насчитывающее немногим более десятка видов, встречающихся в Австралии, на островах Новая Каледония, Новые Гебриды и Фиджи. Это небольшие вечнозелёные деревья и кустарники, плоды которых похожи на желуди дубов, от которых отличаются происхождением обёртки, числом семян и другими признаками. Листья простые, кожистые, цельные или зубчатые, без прилистников. Цветки мелкие, невзрачные, без околоцветника, раздельнополые. Мужские цветки собраны в маленькие серёжковидные соцветия, состоят из 5-6 коротких тычинок с почти сидячими пыльниками. Иногда в мужских цветках наблюдаются рудименты гинецея. Женские цветки одиночные, окружены многочисленными кроющими чешуями, состоят из сидячей завязи с 2-3 сросшимися столбиками, каждый из которых почти до основания расщеплён на 2 шиловидные доли с сосочками на внутренней стороне, как у Баланопса редкоцветкового (*Balanops sparsiflora*, рис. 354). Наличие большого количества чешуй свидетельствует о том, что это образование является рудиментом серёжковидного соцветия, в котором остался лишь один терминальный цветок. Завязь разделена неполными перегородками на три гнезда, в каждом из которых по два семязачатка. Гинецей синкарпный, иногда переходный к паракарпному, состоит из 2-3 плодолистиков. Костянообразный плод снаружи окружён многочисленными чепепитчато налегающими листочками. Внутри плода находятся 2-3 односеменные косточки.

Порядок является древним и примитивным, важным с точки зрения понимания возможности морфологической эволюции, а именно перехода изначально паракарпного гинецея древних таксонов со стробиловидными соцветиями в синкарпный гинецей более продвинутых таксонов этой эволюционной линии.

Порядок Крапивоцветные - *Urticales*

Деревья, кустарники и травянистые растения с простыми очередными листьями, обычно с прилистниками, распространённые главным образом в тропических странах. Цветки циклические, гомохламидные или голые, двучленные, реже трёх- или пятичленные, раздельнополые или обоеполые. Количество тычинок в цветке равно числу частей околоцветника. Завязь верхняя, из 1 или 2 плодолистиков. Цветки собраны в цимозные дихазальные соцветия,

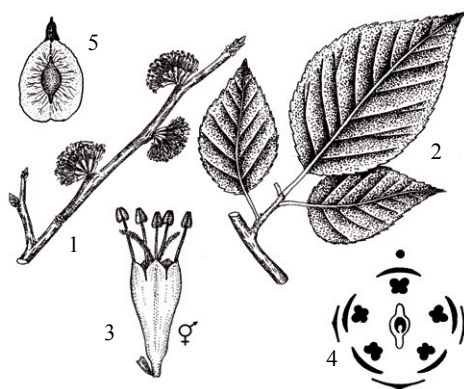


Рис. 355. *Ulmus campestris*: 1 - цветущий побег; 2 - олистный побег; 3 - обоеполый цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод

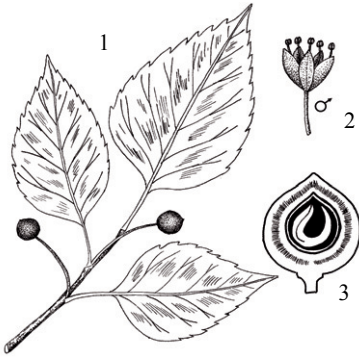


Рис. 356. *Celtis caucasica*: 1 - побег с плодами; 2 - мужской цветок; 3 - плод в разрезе

иногда очень сложные. Плод орех или костянка, часто в его образовании принимает участие ось соцветия. К анатомическим особенностям Крапивоцветных относится наличие в тканях цистолитов, многие представители имеют млечники, содержащие в млечном соке ядовитые алкалоиды. Характерно также развитие на вегетативных органах жёстких, иногда жгучих волосков. У некоторых представителей хорошо развиты эластичные лубяные волокна. На древность порядка указывает наличие халазогамии. Однако эта халазогамия не типичная, является переходной к порогамии, поскольку пыльцевая трубка проникает в

зародышевый мешок не через халазу и не через микропиле, а через боковые покровы семяпочки.

Порядок включает 5 семейств: Ильмовые (*Ulmaceae*), Тутовые (*Moraceae*), Коноплёвые (*Cannabaceae*), Цекропиевые (*Cecropiaceae*) и Крапивные (*Urticaceae*).

Семейство Ильмовые (*Ulmaceae*) представлено ветроопыляемыми древесными формами без млечного сока, с простыми очередными листьями и быстро опадающими прилистниками. Цветки мелкие, обоеполые или одновременно обоеполые и мужские, собраны в пазушные соцветия, ветроопыляемые, с простым 4-5-членным околоцветником. Количество тычинок равно числу частей околоцветника. Гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками, в одном из которых развивается семяпочка, второй остаётся стерильным. Плод - крылатая семянка, как у Ильма полевого (*Ulmus campestris*, рис. 355), распространяемая при помощи ветра, чему способствует не только крыло, но и крупные воздухоносные полости в межклетниках околоплодника. Созревание плодов длится около месяца, и уже в конце весны они опадают. Семена не имеют периода покоя и в благоприятных условиях через несколько суток после опадания плодов прорастают.

Род Каркас (*Celtis*) насчитывает более 50 видов и является самым крупным в семействе, его ареал охватывает весь умеренный пояс земного

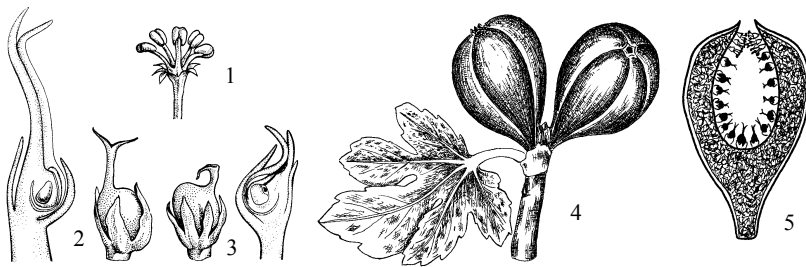


Рис. 357. *Ficus carica*: 1 - мужской цветок; 2 - женские длинностолбиковые цветки; 3 - женские галловые цветки; 4 - побег с соцветиями; 5 - соцветие в разрезе

шара. Это листопадные деревья с мужскими и обоеполыми цветками. Мужские цветки собраны в многоцветковые соцветия в пазухах чешуевидных листьев, женские расположены выше по побегу в пазухах обыкновенных листьев. В отличие от Ильма, плод у Каркаса костянка (*Celtis caucasica*, рис. 356).

Семейство Тутовые (*Moraceae*) насчитывает 65 родов и около 1700 видов, распространённых преимущественно в тропических областях и отличающихся разнообразием жизненных форм. Это вечнозелёные и листопадные деревья, кустарники, однолетние и многолетние травы, лианы. Цветки раздельнополые, собраны в специализированные соцветия.

Главенствующее положение в семействе занимает род Фигус (*Ficus*), насчитывающий до 1000 видов. К этому роду относится и известный Инжир (*Ficus carica*, рис. 357). Соцветие Инжира - сиконий - имеет вид полой сферы, внутри которой по стенкам расположены цветки. Чрезвычайно сложными являются взаимоотношения фикусов с насекомыми-опылителями. Среди насекомых имеется целое семейство ос-агонид (*Agonidae*), специализирующееся только на опылении видов рода Фигус, большая часть их жизненного цикла проходит внутри соцветий. Так Инжир опыляется одним видом этого семейства - осой

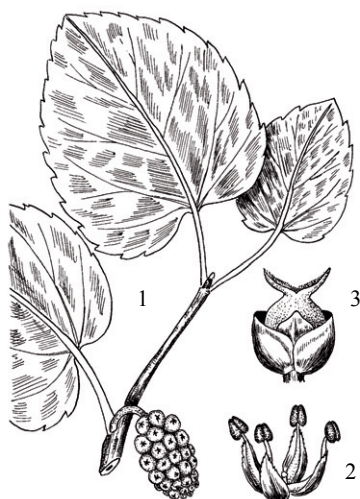


Рис. 358. *Morus alba*: 1 - побег с соплодием; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок

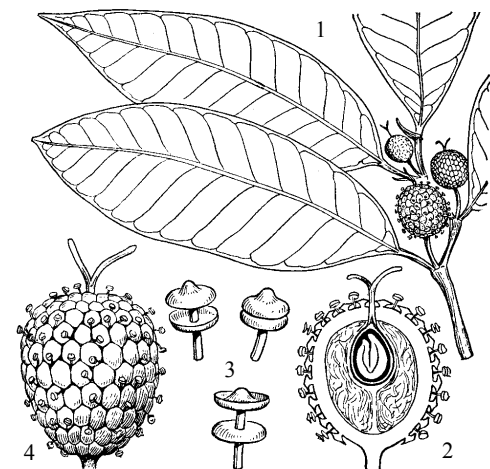


Рис. 359. *Brosimum alicastrum*: 1 - побег с соцветиями; 2 - соцветие в разрезе; 3 - тычинки; 4 - общий вид соцветия

бластофагой (*Blastophaga psenes*) и является ярким примером взаимной приспособленности насекомого и растения, результатом длительной сопряжённой эволюции.

Другой широко распространённый род - Шелковица (*Morus*) представлен деревьями с простыми листьями и однополыми серёжковидными соцветиями. После цветения околоцветники женских цветков разрастаются и покрывают завязь слоем мясистой ткани. В результате каждый плодик выглядит как мясистая костянка. Впоследствии мясистые покровы срстаются, образуя

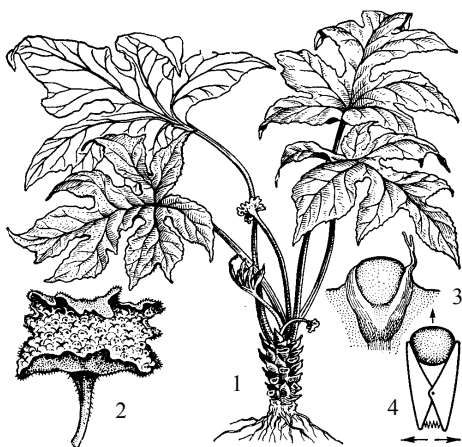


Рис. 360. *Dorstenia contrajerva*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3 - часть цветоложа с погружённым плодом; 4 - схема выбрасывающего механизма

погружён внутри оси соцветия. По созреванию соцветия становятся мясистыми и называются хлебными орехами, из которых готовят хлеб. Кроме того, латекс пьют вместо молока, отчего растение имеет ещё одно название - "дерево-корова".

Род Дорстенция (*Dorstenia*) представлен травянистыми растениями с небольшим стеблем (до 1 см длины) и крупными, длинночерешковыми лопастными листьями. Цветки располагаются на плоском дисковидном соцветии, попеременно мужские и женские, погружены в ткань цветоложа. К моменту созревания плодов они с силой выбрасываются в окружающее пространство под воздействием разбухающей ткани, находящейся под плодом. Дорстенции даже в тропических дождевых лесах растут во влажных местах - у водопадов, вдоль ручьёв. Наибольшее многообразие рода проявляется в тропической Африке и Америке. Многие виды разводятся как декоративные и лекарственные растения, например, центральноамериканская Дорстенция противоядная (*Dorstenia contrajerva*, рис. 360).

Семейство Коноплёвые (*Cannabaceae*) представлено 2 родами и 4 видами, распространёнными в северной умеренной зоне. Это травянистые растения с прямостоящими или вьющимися стеблями, очередными или супротивными листьями и остающимися прилистниками. Цветки мелкие, невзрачные, раздельнополые, собраны в головчатые или колосовидные соцветия. Растения двудомные. Гинецей состоит из 2 плодолистиков. Плод - орех с неоппадающим околоцветником.

Род Хмель (*Humulus*) представлен 2 видами, из которых наиболее известным является Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*, рис. 361, 1-б). Это многолетняя травянистая лиана с супротивными 3-6-лопастными листьями, достигающая в длину 10 м. Мужские цветки собраны в метельчатые соцветия, женские - в головчатые, которые по созреванию плодов становятся похожими на шишку. На кроющих чешуях, околоцветнике и прицветничках имеются золотисто-жёлтые желёзки, содержащие алкалоид лупулин, применяемый при изготовлении пива.

Род Конопля (*Cannabis*) насчитывает 3 вида, хотя многие ботаники

соплодия, как у Шелковицы белой (*Morus alba*, рис. 358). Соплодия богаты сахарами и витаминами, однако основная ценность этого растения связана с использованием его листьев для выращивания гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori*), из коконов которого получают натуральный шёлк.

У Бросимуса напитокового (*Brosimus alicastrum*, рис. 359), растущего в Южной Америке, мужские цветки располагаются на поверхности соцветия и представлены одной тычинкой, раскрывающейся поперечной экваториальной щелью, и чешуевидным прицветником. Единственный женский цветок

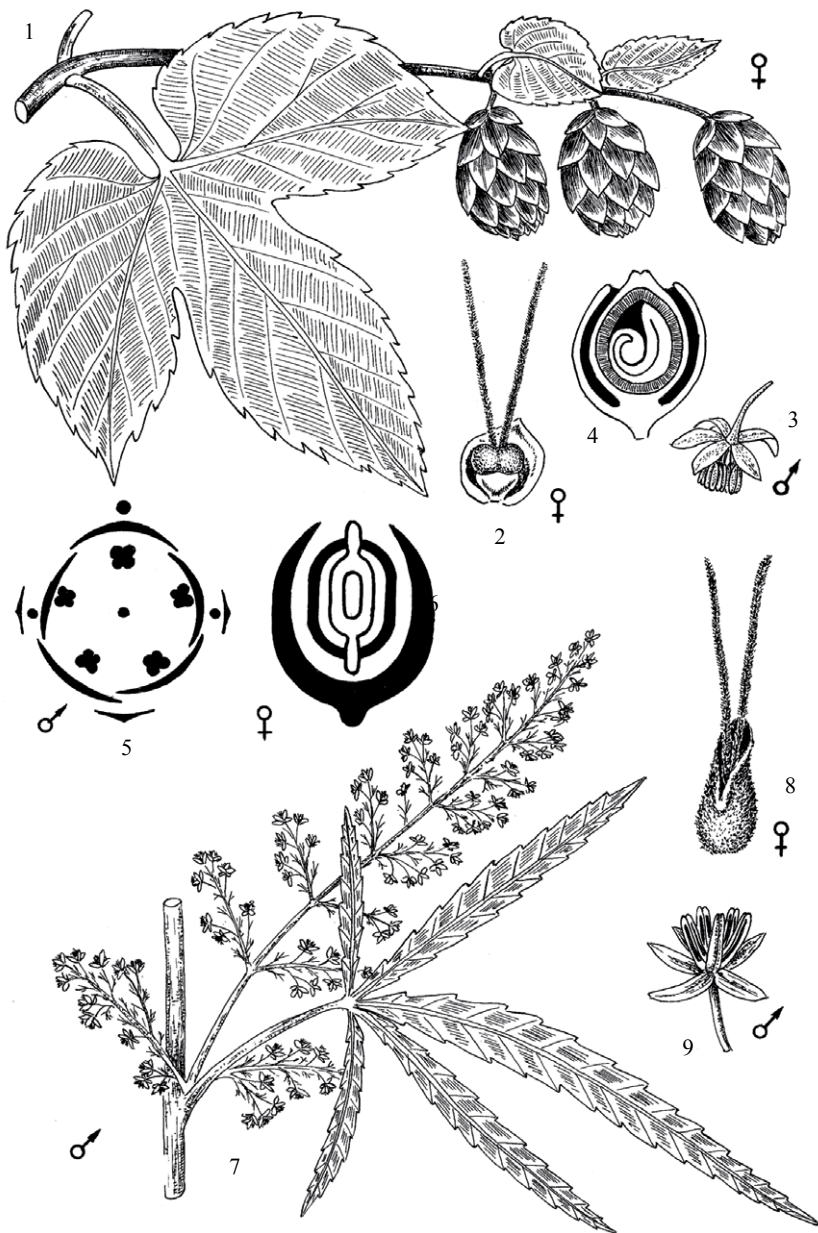


Рис. 361. *Humulus lupulus*: 1 - побег с плодами; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - плод в разрезе; 5 - диаграмма мужского цветка; 6 - диаграмма женского цветка. *Cannabis sativa*: 7 - побег с мужскими соцветиями; 8 - женский цветок; 9 - мужской цветок

придерживаются мнения, что это один полиморфный вид - Конопля посевная (*Cannabis sativa*, рис. 361,7-9). Это однолетнее растение с очередными пальчатосложными листьями. Мужские и женские особи отличаются друг от друга очень резко, что отражено в их русских названиях - "посконь" и "матерка". Мужские цветки собраны в метельчатые соцветия, с простым 5-членным околоцветником. Тычинок 5. Женские соцветия колосовидные. Цветки мелкие, сидячие. Пестик с двумя длинными рыльцами.

Конопля широко культивируется и очень легко дичает. Из неё получают масло и волокно: грубое, идущее на изготовление веревок и канатов - матерка (из женских экземпляров) и тонкое, используемое для прядения - посконь (из мужских экземпляров). Введённая в культуру с незапамятных времён, она играет в жизни человека две различные роли. На севере, примерно до 45° северной широты - это текстильное и пищевое растение. На юге, главным образом в Азии - источник наркотических средств. В условиях умеренного и холодного климата она теряет наркотические свойства, а если они сохраняются, то одновременно вызывают отравление.

Семейство Цекропиевые (*Cecropiaceae*) представлено двудомными деревьями и кустарниками, включает 6 родов и около 200 видов, распространённых главным образом в тропической Америке, небольшое количество видов встречается в тропической Африке и Азии. Цекропиевые занимают промежуточное положение между Тутовыми и Крапивными.

Веgetативные признаки (строение и форма листьев и прилистников, наличие млечного сока, преобладание древесных форм) сближает их с Тузовыми. По генеративным признакам (ортотропный семязачаток, лопатовидный зародыш, четырёхчленные цветки, одна ветвь рыльца и строение соцветий) они стоят ближе к Крапивным.

Стволы и ветви внутри полые и разделены на изолированные камеры. Листья у некоторых видов, например, у Цекропии железистой (*Cecropia adenopus*, рис. 362) разного типа: у всходов цельные, у молодых растений обычно трёхлопастные, у взрослых - пальчаторассечённые на 7-16 долей, диаметром до 0,5 м. Цветки мелкие, однополые, четырёхчленные, собраны в однополые соцветия типа серёжек.

Полые стволы и ветви часто являются местом обитания муравьёв-ацтеков (*Azteca muelleri*). Заселение муравьями

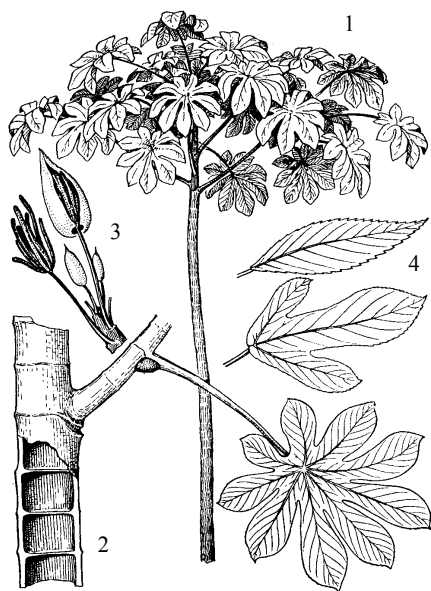


Рис. 362. *Cecropia adenopus*: 1 - внешний вид; 2 - ветвь с листом и мюллерским тельцем у основания черешка; 3 - мужское соцветие; 4 - простой и трёхлопастный листья молодых растений

дерева начинается с проникновения самки внутрь ствола. Питаются самка и личинки паренхимной тканью сердцевины молодых побегов, но позднее основной пищей муравьёв являются так называемые мюллеровские тельца - беловатые округлые образования диаметром до 3 мм, образующиеся в основании листовых черешков. Основным содержимым этих телец является гликоген. После поедания муравьями мюллеровского тельца рядом вырастает новое. Отношения между муравьями и растением относят к симбиотическим: растения предоставляет муравьям место для жилья и пищу, муравьи защищают растение от муравьёв-листорезов, а также от обрастания травянистыми и древесными лианами.

Семейство Крапивные (*Urticaceae*) включает около 60 родов и более 1000 видов, распространённых преимущественно в тропиках. Это ветроопыляемые травянистые или древесные растения с невзрачными раздельнополыми цветками. Многие представители имеют жгучие волоски, содержащие едкую жидкость сложного химического состава. Ожоги тропических Крапивных иногда приводят к тяжёлым последствиям. Например, ожог Лапортеи сильножгучей (*Laportea urtensima*) из Юго-Восточной Азии

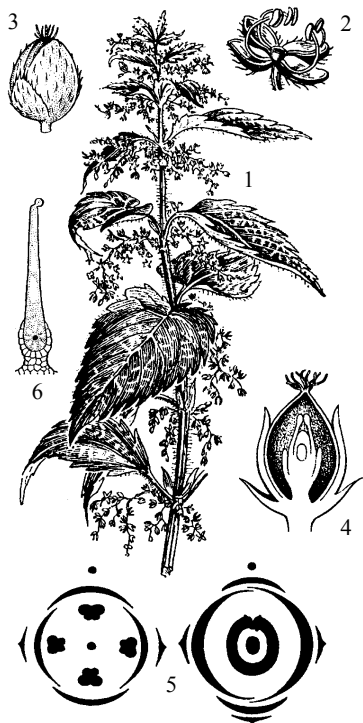


Рис. 363. *Urtica dioica*: 1 - мужское растение; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - он же в разрезе; 5 - диаграммы мужского и женского цветков; 6 - жгучий волосок

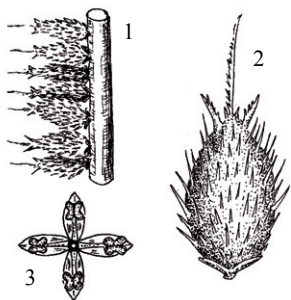


Рис. 364. *Boehmeria nivea*: 1 - часть женского соцветия; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок

может вызвать смерть ребёнка, а австралийской Лапортеи гигантской (*L. gigas*) приводит к обмороку и чувствуется в течение нескольких месяцев.

Род Крапива (*Urtica*) насчитывает около 50 видов, один из которых, Крапива двудомная (*Urtica dioica*, рис. 363), является неизменным спутником жилья человека. Это многолетнее травянистое растение, быстро размножающееся с помощью корневищ, особенно на богатых нитратами почвах. Растение двудомное. Мужские цветки четырёхчленные, с 4 тычинками. Женские содержат 1 пестик с одногнездной завязью и сросшимися листочками околоцветника. Плод - орех, остающийся внутри неопавшего околоцветника.

Крапива двудомная - полезнейшее растение. Её листья обладают

бактерицидным действием, богаты витаминами А, С, К и минеральными солями, семена богаты маслом. Она издавна известна как прядильное растение, идущее на изготовление тканей.

Но наиболее тонкое волокно получают из другого представителя семейства - Китайской крапивы, или Рами (*Boehmeria nivea*, рис. 364). Это крупное травянистое растение с цельными, снизу серебристыми листьями. Женские соцветия серёжковидные, их нитевидные оси достигают длины 50 см. Из луба Рами получают шелковистое волокно, идущее на изготовление высококачественных тканей.

Ископаемые остатки представителей *Urticales* известны из верхнемеловых отложений Европы и Северной Америки. В Гренландии найдены ископаемые меловые остатки и ныне живущих родов. Всё это, наряду с простотой строения цветка, свидетельствует о древности таксона. Наиболее примитивными типами в порядке являются представители семейства *Ulmaceae*, представленные исключительно древесными формами, которым присущ переходной тип халазогамии. Филогенетически этот порядок можно связать с *Juglandales* и *Fagales*, что, однако, не означает происхождения современных Крапивоцветных от современных Букоцветных и Орехоцветных. Все эти порядки появились на заре жизни цветковых растений и представляют собой один морфологический тип, всё более усложняющийся и совершенствующийся.

Подкласс Гвоздикородные - *Caryophyllidae*

Представлен большей частью многолетними или однолетними травянистыми растениями, реже деревьями, кустарниками, полукустарниками с простыми очередными или супротивными листьями с прилистниками или без них. Цветки мелкие или относительно крупные, обоеполые или раздельнополые, ветроопыляемые или насекомоопыляемые. Околоцветник простой или двойной, у наиболее высокоорганизованных порядков цветков пятикруговой. Подкласс включает четыре порядка: Гречихоцветные (*Polygonales*), Гвоздикоцветные (*Caryophyllales*), Плюмбагоцветные (*Plumbaginales*) и Первоцветные (*Primulales*).

Порядок Гречихоцветные - *Polygonales*

Одно- и многолетние травы, кустарники или лианы, редко деревья с простыми очередными листьями, снабжёнными при основании раструбом, образованным сросшимися прилистниками. Цветки мелкие, собраны в сложные соцветия, обычно обоеполые, циклические или ациклические, с простым 3-6-членным околоцветником. Тычинок обычно 6, расположенных в двух кругах, иногда тычинок 3-9 или больше. Гинецей ценокарпный, одногнёздный, образован тремя плодолистками. Завязь

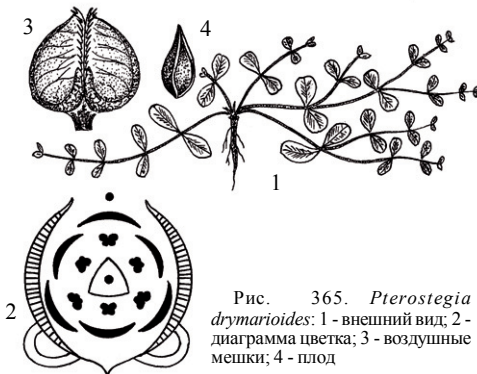


Рис. 365. *Pterostegia drymarioides*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - воздушные мешки; 4 - плод

верхняя с одним базальным семязачатком. Плод - орех. Порядок включает лишь одно семейство.

Семейство Гречишные (*Polygonaceae*) насчитывает около 30 родов и 800 видов, распространённых главным образом в умеренном поясе всего земного шара. По строению околоцветника семейство делится на 3 подсемейства: Щавелевые (*Rumcioideae*), Гречишные (*Polygonoideae*) и Кокколобовые (*Coccoloboideae*).

Подсемейство Щавелевые (*Rumcioideae*) характеризуется циклическим цветком и включает разнообразные по морфологии и географии рода и виды, большей частью ветроопыляемые.

Род Птеростегия (*Pterostegia*) является калифорнийским эндемиком. Это маленькое, стелющееся по земле однолетнее растение (*Pterostegia drymarioides*, рис. 365). Цветки одиночные или по несколько в пазухах супротивных листьев. Два прицветника ко времени созревания плода сростаются между собой и образуют воздушные мешки, способствующие распространению плодов при помощи ветра. Диаграмма цветка построена по типичному плану однодольных и является исходной для семейства.

Род Кениягия (*Koenigia*) является монотипным циркумполярным родом, представленным одним видом - Кениягия исландская (*Koenigia islandica*, рис. 366). Это однолетнее крошечное растение в несколько см длиной, имеющее упрощённое строение цветка - два прицветника, три листочка околоцветника и три тычинки. Гинецей имеет типичное для семейства строение.

Род Ревень (*Rheum*) имеет центральноазиатское распространение и насчитывает около 30 видов. Это крупные травы с большими, пальчаторассечёнными листьями. У Ревеня аптечного (*Rheum officinale*, рис. 367) в цветке 9 тычинок, причём 6 тычинок наружного круга образуются путём раздвоения. По созревании плодов по рёбрам образуются крыловидные придатки.

Род Щавель (*Rumex*) является космополитным и насчитывает более 100 видов. В его цветке 6 тычинок, но все они наружного круга, двугнёздные, а 3 тычинки внутреннего круга редуцированы. При плодах 3 внутренние доли околоцветника разрастаются и окружают плод, не прирастая к нему. На них развиваются вздутия (желваки или каллюсы) из губчатой паренхимной ткани, как у Щавеля туполистного (*Rumex obtusifolius*, рис. 368).

Подсемейство Гречишные (*Polygonoideae*) характеризуется ациклическими цветками, большей частью насекомопыляемыми. Листочков околоцветника 5, они обычно окрашенные, венчиковидные. Количество

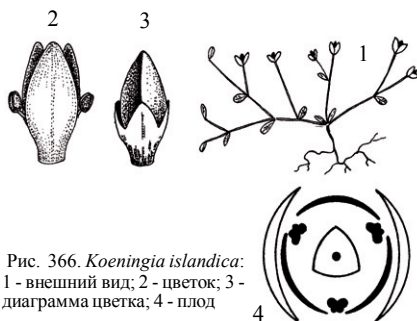


Рис. 366. *Koenigia islandica*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод

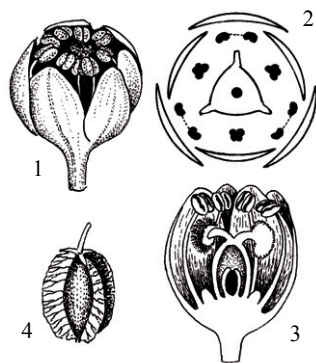


Рис. 367. *Rheum officinale*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод

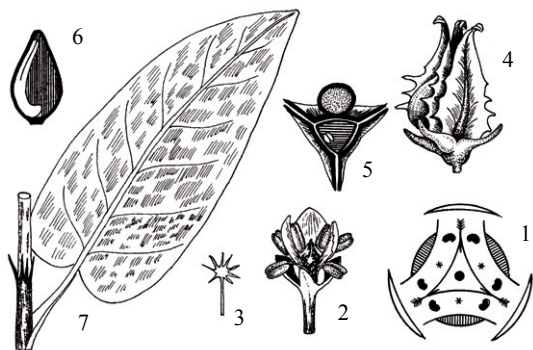


Рис. 368. *Rumex obtusifolius*: 1 - диаграмма цветка; 2 - цветок; 3 - лопасть рыльца; 4 - плод; 5 - плод в поперечном разрезе; 6 - плод в продольном разрезе; 7 - лист

тычинок от 5 до 8. Такой андроцей образован расщеплением некоторых тычинок наружного круга и атрофией внутреннего. Тычинки наружного круга обращены пыльниками внутрь, внутреннего - наружу. Наряду с трёхчленным гинецеом встречается двучленный. У многих представителей у основания тычинок развиваются нектарники.

Центральным родом подсемейства является род Горец (*Polygonum*), имеющий космополитный ареал и насчитывающий около 300 видов. Исходным типом цветка этого рода можно считать цветок Горца змеиноного (*Polygonum bistorta*, рис. 369,1-4), имеющего 5-членный околоцветник, 8-членный андроцей и 3-членный гинецей. Изменение в строении цветка выражается в редукции его частей. Так у Горца лопатолистного (*Polygonum lapathifolium*, рис. 369,5) околоцветник 5-членный, андроцей состоит из 6 тычинок, а гинецей из 2 плодолистиков. У Горца земноводного (*Polygonum amphibium*, рис. 369,6) количество тычинок сокращается до 5, а у Горца мушмулолистного (*Polygonum diospyrifolium*, рис. 369,7) околоцветник и андроцей 4-членные.

Род Гречиха (*Fagopyrum*) насчитывает всего 2 вида и близок к роду Горец. Цветок Гречихи обыкновенной (*Fagopyrum sagittatum*, рис. 369,8) имеет такую же диаграмму, как и цветок Горца змеиноного, однако наряду с нектарниками имеет приспособления, способствующие более успешному перекрёстному опылению. Цветки Гречихи геростиличны, а именно двух типов: короткостолбчатые, у которых тычинки длиннее столбиков, и длинностолбчатые, у которых тычинки короче столбиков, при этом в одном цветке тычинки и рыльца пестиков созревают одновременно. Гречиха - издавна выращиваемое культурное растение, из семян которого получают гречневую крупу и муку, из листьев - рутин (антисклеротический витамин Р). Кроме того это хороший медонос.

Род Джугун (*Calligonum*) распространён в Центральной и Средней Азии и в Северной Африке, приспособлен к крайностям континентального климата. Это ксерофильные кустарники, лишённые листьев. Цветки несколько отличаются от общего плана строения. Так у Джугуна головы медузы (*Calligonum caput-medusae*, рис. 369,11-15) цветок имеет 6 лепестков, 15 тычинок и пестик из 4 плодолистиков. Плоды приспособлены для распространения ветром. По созревании на них образуются радиальные тонкие выросты, разветвлённые на концах. Такой плод представляет лёгкий, упругий шарик, переносимый ветром на большие расстояния.

Подсемейство Кокколобовые (*Coccoloboideae*) представлено невысокими деревьями и кустарниками, распространёнными в тропических и субтропических областях Южной Америки.

Род Мюленбекия (*Muehlenbeckia*) насчитывает 15 видов,

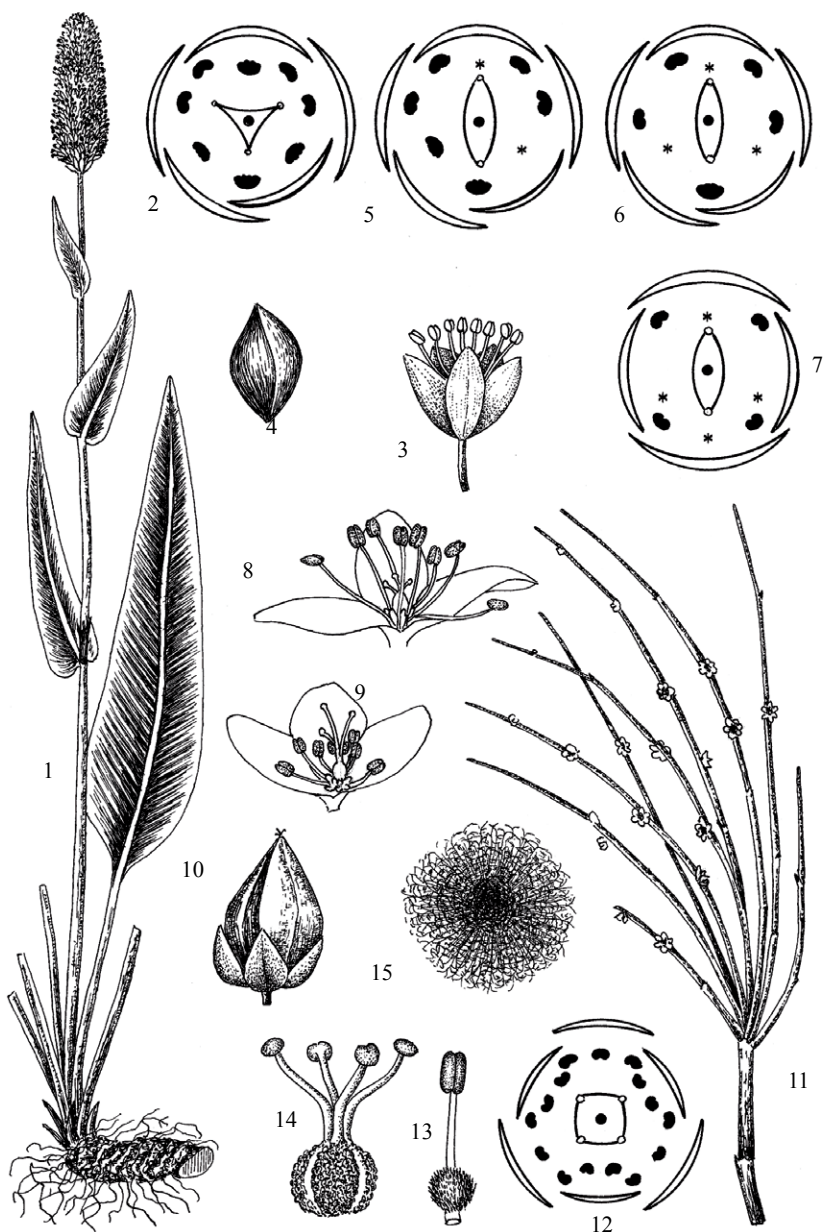


Рис. 369. *Polygonum bistorta*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - цветок; 4 - плод. Диаграммы цветков: 5 - *Polygonum lapathifolium*; 6 - *P. amphibium*; 7 - *P. diospyrifolium*. *Fagopyrum sagittatum*: 8 - цветок с короткими столбиками; 9 - цветок с длинными столбиками; 10 - плод. *Calligonum caput-medusae*: 11 - часть побега; 12 - диаграмма цветка; 13 - тычинка; 14 - пестик; 15 - плод

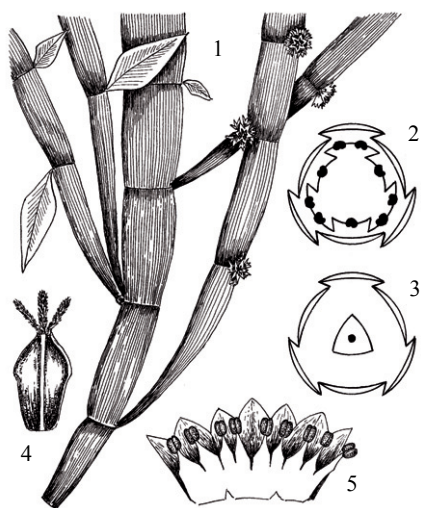


Рис. 370. *Muehlenbeckia platyclada*: 1 - часть побега; 2-3 - диаграммы мужского и женского цветков; 4 - пестик; 5 - развёрнутый мужской цветок

распространённых в Австралии, Новой Зеландии и Южной Америке. У растущей на Соломоновых островах Мюленбекии плосковеточной (*Muehlenbeckia platyclada*, рис. 370) листья мясистые, ромбические рано опадающие. Функцию фотосинтеза выполняют плоские стебли, видоизменённые в кладодии. Цветки раздельнополые, листочки околоцветника и тычинки сростаются у основания. В пестичных цветках имеются редуцированные тычинки (стаминодии), в тычиночных - зачаточная завязь.

Род Кокколоба (*Coccoloba*) представлен 125 видами, распространёнными в тропиках Южной Америки. Кокколоба ягодоносная (*Coccoloba unifera*, рис. 371), культивируемая как плодое и декоративное

растение, имеет сочные ложные плоды, мякоть которых образована разросшимся и ставшим мясистым околоцветником.

У южноамериканского рода Триплярис (*Triplaris*) доли околоцветника при плодах удлиняются и образуют крылья, способствующие распространению плодов ветром (*Triplaris sp.*, рис. 372).

В ископаемом состоянии *Polygonales* неизвестны. Однако современное распространение некоторых его представителей может служить показателем древности, в частности рода *Muehlenbeckia*, имеющего дизъюнктивный ареал, как и всё подсемейство *Coccoloboideae*. В морфологическом отношении за прототип цветка порядка принимается цветок *Pterostegia*, из которого легко выводятся диаграммы более простых и более сложных цветков представителей порядка, усложнение которых связано с редуцией. Исследованиями установлено, что ациклический цветок *Polygonoideae* не является спиральным, а образован одновременным заложением в эмбриональном состоянии зачатков листочков околоцветника. Сначала закладываются два листочка, затем один и ещё два, а не поочерёдно, как при спиральном расположении. Строение усложняется из-за явлений смещения, редукции и расщепления членов цветка. Кроме того, в этом порядке прослеживается переход от ветроопыляемости к насекомоопыляемости, появлению гетерохламии. Однако окрашенный венчик здесь не

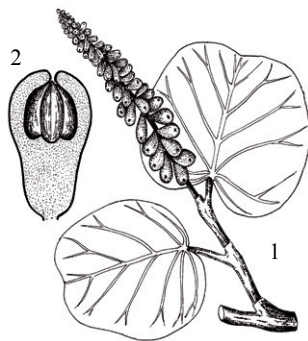


Рис. 371. *Coccoloba unifera*: 1 - часть побега с плодами; 2 - плод

новообразование, сформировавшееся из тычинок, а дифференцировка простого чашечковидного околоцветника, когда его внутренний круг становится органом, выполняющим функцию привлечения насекомых. Наиболее ярко это явление выражено у представителей подсемейства *Polygonoideae*, где не только весь околоцветник окрашен, но и формируются нектарники и приспособления, препятствующие самоопылению.

Филогенетически *Polygonales* связан, с одной стороны, с порядком *Urticales*, с другой стороны близок к следующему порядку Гвоздикоцветные - *Caryophyllales*.



Порядок Гвоздикоцветные - *Caryophyllales*

Представлен в основном травянистыми растениями, реже кустарниками. Листья простые, иногда с прилистниками. Цветки актиноморфные, 4-5-членные, с простым или двойным околоцветником. Тычинок 5-10, в 1-2 кругах, реже тычинки многочисленны. Гинецей чаще всего лизикарпный, с базальным семязачатком или центральной колонкой, на которой располагаются многочисленные семяпочки. Семена с согнутым зародышем, питательная ткань - эндосперм или перисперм. Порядок включает 17 семейств, из которых наиболее крупными являются: Ширрицевые (*Amaranthaceae*), Маревые (*Chenopodiaceae*), Айзооновые (*Aizoaceae*), Кактусовые (*Cactaceae*) и Гвоздичные (*Caryophyllaceae*).

Семейство Ширрицевые, или Амарантовые (*Amaranthaceae*) включает около 65 родов и 850 видов, распространённых главным образом в тропических и субтропических областях земного шара, но преимущественно в Америке и Африке. Это однолетние и многолетние травы, реже полукустарники и кустарники. Листья очередные или супротивные, цельные, без прилистников. Цветки мелкие, актиноморфные, безлепестные, однополые или обоеполые. Чашечка из 5 чашелистиков, во многих случаях часть чашелистиков редуцируется, и тогда их остаётся от 1 до 4, реже околоцветника нет совсем. Тычинок 5, иногда меньше. Гинецей из 2-3 плодолистиков, паракарпный, с базальным семязачатком.

Цветки одиночные или в небольших верхушечных соцветиях (клубочках), собранных в сложные бокоцветные соцветия (кисти, метёлки и др.). У большинства видов цветки вырабатывают нектар и опыляются насекомыми. Плод - орех, реже ягода. Семена линзовидные, округлые или почковидные, с кольцевым зародышем, окружающим перисперм.

Наиболее широко распро-

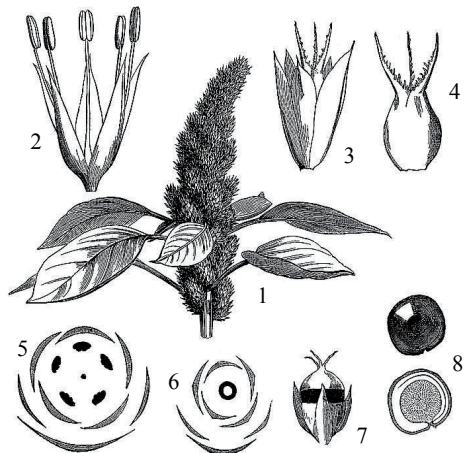


Рис. 373. *Amaranthus retroflexus*: 1 - верхняя часть цветущего растения; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - пестик; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плод; 8 - семя

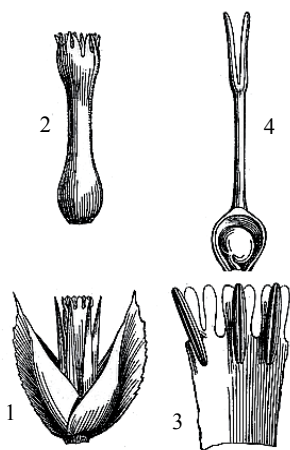


Рис. 374. *Gomphrena* sp.: 1 - цветок; 2 - тычиночная трубка; 3 - часть развёрнутой тычиночной трубки; 4 - пестик

странённым видом является Щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus*, рис. 373), являющаяся обычным рудеральным сорняком тёплых и умеренных областей, а также засоряющим поля с культурой корнеплодных растений.

Высокоорганизованный обоеполюый цветок имеется у видов рода Гомфрена (*Gomphrena*, рис. 374). Продвинутость этого рода выражается в том, что тычинки срастаются в трубку, имеющую наверху придатки - псевдостаминодии.

Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*) насчитывает 100 родов и более 1500 видов, распространённых по всему земному шару от полярной зоны до тропиков. Это однолетние и многолетние травы, полукустарники, редко кустарники и небольшие деревья. Листья разнообразны по форме, без прилистников, располагаются обычно поочередно. Цветки мелкие, невзрачные, зелёные или жёлтые, одиночные или в многоцветковых

клубочках, представляющих собой дихазисальные соцветия, диаграмма которых совпадает с диаграммой соцветия порядка *Fagales*. Клубочки собраны в колосовидные, кистевидные или метельчатые соцветия. Листочков околоцветника обычно 5, иногда 3 или 4, редко околоцветник отсутствует. Тычинки противостоят листочкам околоцветника, в количестве равном им или меньше. Гинецей обычно из 2, реже из 3-5 плодолистиков. Плод - нераскрывающийся орешек, околоплодник плёнчатый, окружён остающейся чашечкой и вместе с ней опадающий, редко околоплодник мясистый или твердеющий, открывающийся крышечкой. Для систематики Маревых большое значение имеет форма покрывающих их волосков, которые могут быть пузыревидными, членистыми, ветвистыми, звёздчатыми, двухконечными (мальпигиевыми) и в виде прозрачных чешуек.

Семейство делится на два подсемейства: Маревые (*Chenopodioideae*) и Солянковые (*Salsoloideae*).

Подсемейство Маревые (*Chenopodioideae*) отличается подковообразно согнутым зародышем и наличием в семени эндосперма. Наиболее крупными родами подсемейства являются род Лебеда (*Atriplex*), насчитывающий около 220 видов, и род Марь (*Chenopodium*), насчитывающий около 250 видов. Многие виды этих родов являются рудеральными растениями, такими, как Марь городская (*Chenopodium urbicum*, рис. 375, 1-4). Это однолетнее растение 25-100 см высотой с треугольно-копьевидными, выемчатыми листьями, покрытыми снизу муцистым налётом, образованным мелкими волосками, имеющими легко отламывающуюся конечную крупную клетку, заполненную пахучим клеточным соком. Цветки пятичленные, невзрачные, собраны клубочками, образуют общее метельчатое соцветие. Завязь верхняя, одногнёздная, с одной согнутой семяпочкой. Плод - орех, сдавленный с двух сторон. Для многих видов подсемейства свойственна гетерофлория и гетерокарпия, следствием которых является большая семенная продуктивность (до 10000 семян на одном растении) и разновременное прорастание семян (от 3 дней до нескольких лет).

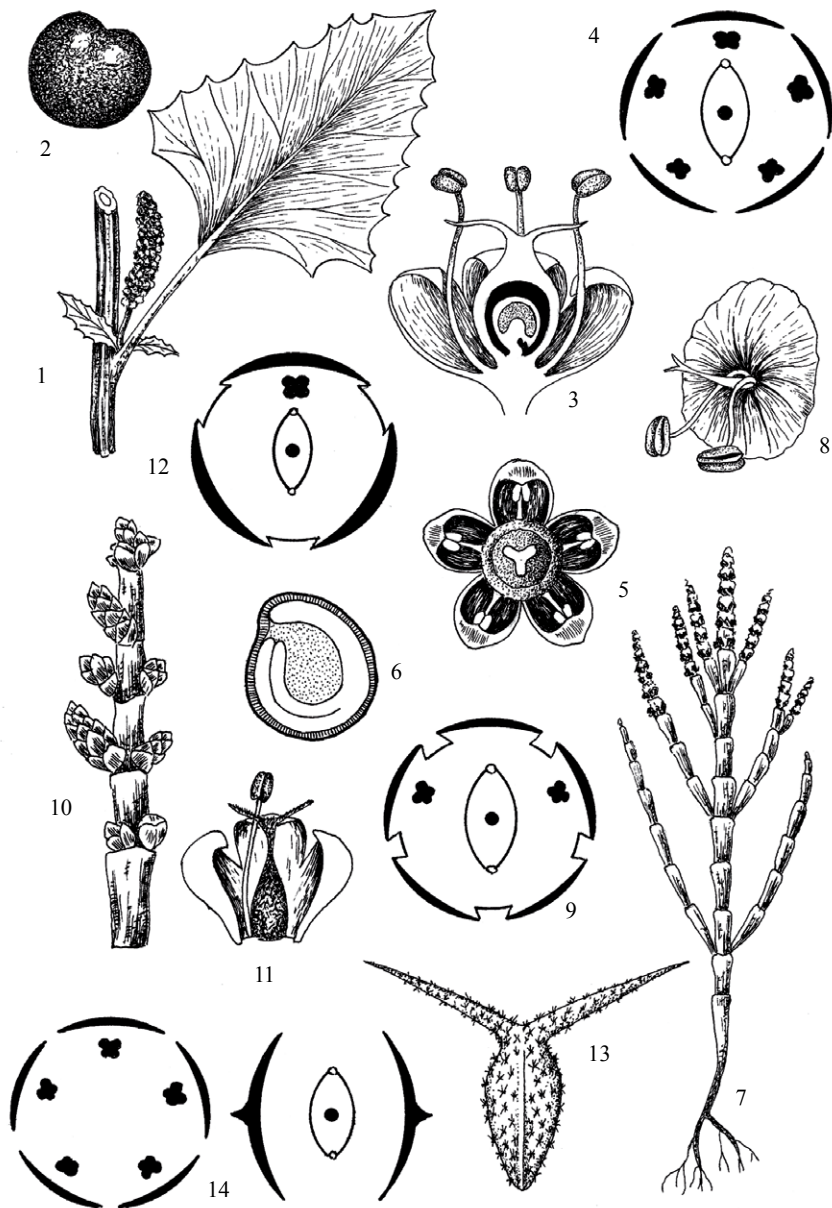


Рис. 375. *Chenopodium urbicum*: 1 - часть побега; 2 - плод; 3 - цветок в разрезе; 4 - диаграмма цветка. *Beta vulgaris*: 5 - цветок; 6 - плод в разрезе. *Salicornia europaea*: 7 - внешний вид; 8 - цветок; 9 - диаграмма цветка. *Halocnemum strobilaceum*: 10 - часть побега; 11 - цветок в развёрнутом виде; 12 - диаграмма цветка. *Ceratocarpus arenarius*: 13 - плод; 14 - диаграммы мужского и женского цветков

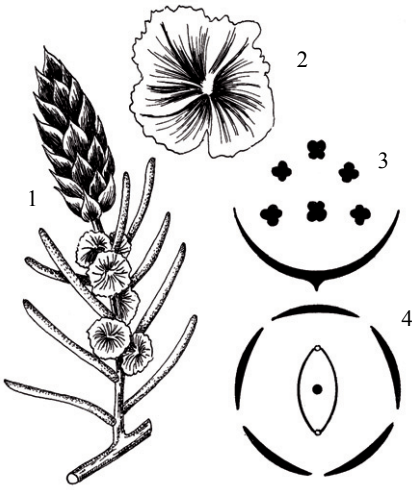


Рис. 376. *Sarcobatus vermiculatus*: 1 - часть побега с женскими и мужскими цветками; 2 - плод; 3-4 - диаграммы мужского и женского цветков

Экономически важным представителем является род Свекла (*Beta*). Цветки Свеклы обыкновенной (*Beta vulgaris*, рис. 375, 5-6) пятичленные, с полунижней завязью. Тычинки у основания срастаются и образуют железистый диск. Плоды с древеснеющим околоплодником, срастаются по 2-3 вследствие сближения цветков в клубочках, образуют характерные морщинистые соплодия.

Подавляющее большинство Маревых - обитатели аридных и засоленных территорий, живущие в условиях крайней сухости и чрезвычайного засоления почвы. Так Солерос европейский (*Salicornia europaea*, рис. 375, 7-9) часто растёт в концентрированном соляном растворе по окраинам соляных озёр.

Жизни в таких экстремальных условиях способствует высокое осмотическое давление в клетках тканей, а также строение тела. Солерос - ярко выраженный суккулент с мясистыми членистыми стеблями и редуцированными листьями. Анатомическое строение стебля этого вида, как и многих Маревых, отличается своеобразием: сосудисто-волокнистые пучки располагаются чередующимися кольцами, по типу однодольных растений. Благодаря этому происходит быстрое одревеснение и образование перидермы даже у однолетников. Строение цветка Солероса имеет свои особенности - листочки околоцветника срастаются, андроцей представлен двумя тычинками, три остальных редуцированы. Наиболее простой цветок в подсемействе имеет Сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*, рис. 375, 10-12), у которого всего 3 листочка околоцветника, а андроцей представлен одной тычинкой. У этого вида листья редуцированы до бугорчатых чешуй.

У многих представителей при плодах образуются выросты, участвующие в распространении плодов. Так у Рогача песчаного (*Ceratocarpus arenarius*, рис. 375, 13-14) формируются накальвающиеся плоды, шипы которых образованы сросшимися прицветниками. У этого вида цветки раздельнополюе, причём у женских цветков околоцветник редуцирован и его функцию выполняют прицветники.

Подсемейство Солянковые (*Salsoloideae*) отличается спирально согнутым зародышем и отсутствием эндосперма. Функцию питательной ткани семени выполняет перисперм.

У распространённого в Северной Америке Саркобатуса червелистного (*Sarcobatus vermiculatus*, рис. 376) цветки раздельнополюе, причём мужские имеют упрощённое строение. Они лишены околоцветника, состоят из тычинок, которые без особого порядка распределены под грибовидными щитками, образующими плотное верхушечное колосовидное соцветие. Женские цветки одиночные, пазушные, со спайнолистным околоцветником, сросшимся с завязью и при плодах образующим складчатое крыло.

Род Солянка (*Salsola*) представлен типичными галофитами, имеющими травянистые, полукустарниковые и кустарниковые жизненные формы. Наиболее широко распространённым видом является Солянка русская, или Курай (*Salsola ruthenica*, рис. 377), обитающая в песчаных степях, на песках, как сорное на бахчах, залежах, в посевах. Это однолетнее растение, достигающее 100 см высоты, с нитевидно-линейными, полуцилиндрическими листьями. Цветки собраны по 1-3 в колосовидное соцветие. Околоцветник пятичленный, при плодах образует перепончатые крылья, из которых 3 хорошо развиты. Распространение семян по типу "перекати-поля": в конце вегетационного периода куст засыхает, его боковые ветви подгибаются внутрь, растение приобретает шаровидную форму. Стебель отламывается у корневой шейки, побег подхватывается ветром и переносится на большие расстояния, разбрасывая плоды.

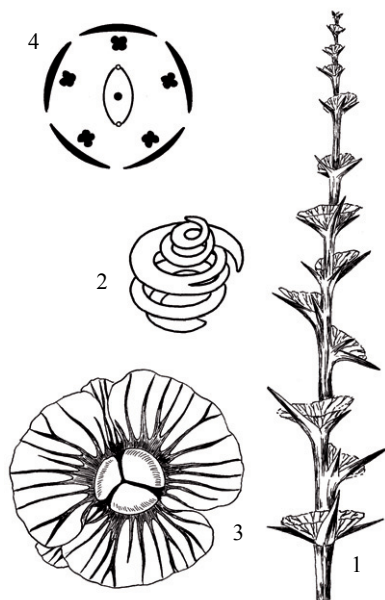


Рис. 377. *Salsola ruthenica*: 1 - часть побега с плодами; 2 - зародыш семени; 3 - плод; 4 - диаграмма цветка

Среди Солянковых большое количество видов представлено суккулентными кустарниками, лишёнными листьев, у которых функцию фотосинтеза выполняют стебли.

Одним из таких видов является Анабазис безлистный (*Anabasis aphylla*, рис. 378), распространённый в Средней Азии и на востоке Кавказа. Цветки Анабазиса мелкие, обоеполые, невзрачные, сидят одиночно в пазухах прицветников, образуя густые колосовидные соцветия. Околоцветник простой, чашечковидный, из 5 свободных листочков. Тычинок 5, нити их срастаются в подпестичный диск, несущий лопасти, чередующиеся с тычинками. Пестик с верхней одногнёздной завязью и 2-3 короткими рыльцами. Плоды сочные, крылатые. Растение содержит алкалоид анабазин, являющийся сильным инсектицидом контактного действия (дуст), использование которого в быту ограничено из-за сильной токсичности.

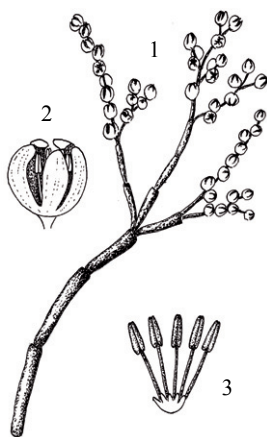


Рис. 378. *Anabasis aphylla*: 1 - часть побега; 2 - цветок; 3 - андроцей

Семейство Айзооновые (*Aizoaceae*) насчитывает около 2500 видов и представлено многолетними, реже однолетними травянистыми растениями и полукустарничками или кустарничками с атипичным поликамбиальным утолщением стебля. Представители семейства распространены главным образом в Юго-

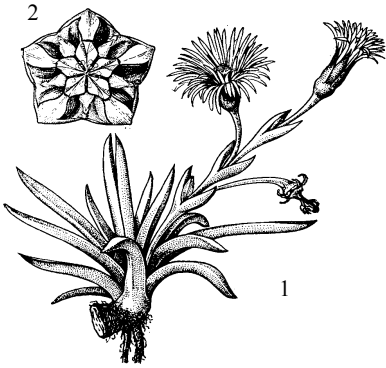


Рис. 379. *Bergeranthus scapiger*: 1 - внешний вид; 2 - раскрытый плод

к трубке чашечки. Тычинки нитевидные, в количестве от 4-5 до 8-10, или в результате расщепления многочисленны (до 120), свободные или сросшиеся в основании в пучки. Часто в цветке присутствуют стаминодии. Гинецей из 2-5 или более плодолистиков, синкарпный, реже переходный к паракарпному, со свободными столбиками. Завязь верхняя, средняя или нижняя, 2-23 гнёздная. В каждом гнезде множество семязачатков, реже один. Цветки внешне напоминают соцветие представителей семейства Сложноцветные. Плод - коробочка, как у Бергерантуса стрелконогого (*Bergeranthus scapiger*, рис. 379), реже плоды дробные или не вскрывающиеся ягодообразные.

Айзооновые в большинстве своём являются листовыми суккулентами, мясистые листья которых покрыты восковым налётом, или опушены, или имеют сосочки, наполненные водой, отражающие свет. У крайне специализированных суккулентов стебель редуцируется, каждый побег несёт два листа, срастающиеся в конусовидное влагалище вокруг расположенной ниже поверхности субстрата верхушечной почки. Над поверхностью почвы выдаются лишь плоско-выпуклые верхушки листьев, напоминающие формой и окраской камни, как у видов рода Литопс (*Lithops sp.*, рис. 380). Ткань листа, расположенная под эпидермисом, не имеет хлоропластов и выполняет водозапасающую функцию. Хлорофиллоносные клетки располагаются в глубине листа в виде ассимиляционных полей, куда лучи солнца поступают уже ослабленными, их сила также уменьшается за

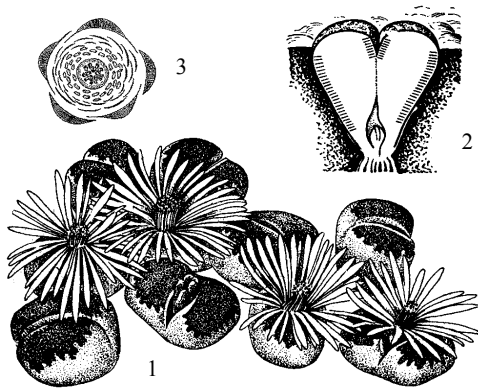


Рис. 380. *Lithops sp.*: 1 - внешний вид; 2 - растение в продольном разрезе; 3 - диаграмма цветка

счёт образования в клетках эпидермиса листа кристаллов оксалата кальция.

Виды рода Фаукария (*Faucaria*) представлены многолетними травянистыми растениями с очень коротким стеблем, со временем кустящимся, и плотно расположенными двумя-тремя парами сросшихся в основании супротивных листьев. Листья яйцевидно-ромбические, до 5 см длины, трёхгранные на конце, с хрящевыми зубчиками по краям. Цветки крупные, 3-8 см в диаметре, обычно жёлтые, появляются между листьями верхней пары. Род насчитывает 36 видов, распространённых в Южной Африке. Одним из распространённых в культуре видов является Фаукария тигриная (*Faucaria tigrina*, рис. 381).

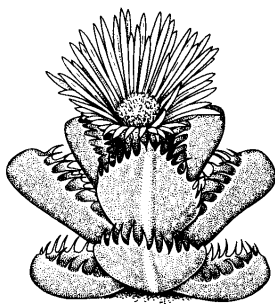


Рис. 381. *Faucaria tigrina*

Кустарничками представлены виды рода Триходиадема (*Trichodiadema*), достигающими в высоту от 4 до 30 см. Стебли часто повисающие, корни клубневидно утолщённые. Листья сочные, супротивные, сросшиеся у основания, цилиндрические, густо покрыты сосочками. На концах листьев находится пучок коротких волосковидных щетинок, напоминающих ареолу кактусов (псевдоареола). В природных условиях на щетинках собирается роса, блестящая в лучах солнца (отсюда и название, которое переводится как "диадема на волосках"). Наиболее длинные щетинки развиваются у Триходиадемы густой (*Trichodiadema densum*, рис. 382).

Семейство Кактусовые (*Cactaceae*) насчитывает около 2500 видов, распространённых в Южной и Центральной Америке. Количество родов в разных системах семейства колеблется от 50 до 220. Это высокоспециализированные стеблевые суккуленты с редуцированными листьями. Стебли многолетние, сочные, зелёные, покрыты колючками

или волосками. Размеры и форма стеблей весьма разнообразны - от гигантских колонновидных растений, достигающих в высоту 10-12 м, до небольших, шаровидных, 2-5 сантиметровых растений. Листья имеются лишь у представителей нескольких родов. У большинства же видов листья закладываются в виде мелких бугорков, где идёт интенсивное деление и разрастание основания листа, а пластинка не развивается. Разросшиеся основания листа выступают на стебле в виде сосочков, или сливаются и образуют рёбра. В стебле сильно развита первичная кора и сердцевина, состоящие из тонкостенных клеток, служащие основной водозапасающей тканью. Вода расходуется медленно, так как клеточный сок наряду с органическими кислотами и сахарами содержит слизистые вещества, обладающие водоудерживающими свойствами. Испарение воды значительно

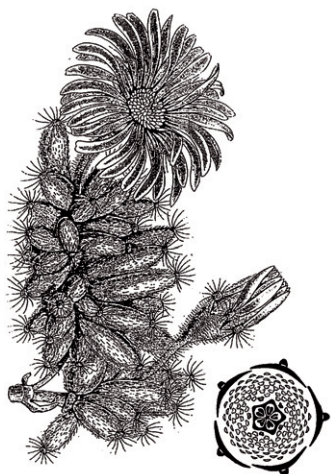


Рис. 382. *Trichodiadema densum*

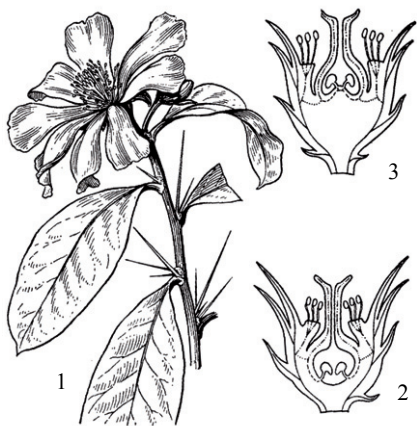


Рис. 383. *Pereskia grandiflora*: 1- цветущий побег с листьями; 2- цветок в разрезе; 3- цветок с верхней завязью Перескии шиповатой

сокращается благодаря наличию рёбер, равномерно распределяющих свет и тень, а также сильному утолщению клеток эпидермиса, часто покрытых воском.

Характерным признаком семейства является наличие на стебле ареол - видоизменённых почек, которые остаются жизнедеятельными в течение всей жизни растения и где развиваются колючки и волоски. Колючки являются видоизменёнными почечными чешуями, то есть имеют листовое происхождение. Они отличаются большим разнообразием формы и размеров (от 1-2 мм до 25 см). Одной из важнейших функций колючек является способность конденсировать пары воды из защитную функцию, предохраняя

воздуха. Кроме того, они выполняют

растения от поедания животными. Цветки одиночные, реже собраны в кистевидные соцветия, почти всегда сидячие, обоеполые, актиноморфные, реже зигоморфные, у большинства видов хорошо развитую голую, или покрытую колючками цветочную трубку. Доли околоцветника многочисленные, расположены спирально, наружные зелёные чашелистики постепенно переходят во внутренние окрашенные лепестки. Тычинки многочисленные, от нескольких сот до 2-3 тысяч. Гинецей из трёх-многих плодолистиков, паракарпный, с более или менее сросшимися столбиками. Завязь нижняя, реже средняя или верхняя. Плоды ягодообразные, часто снабжены ареолами, у многих видов съедобные.

Семейство делится на три подсемейства: Перескиевые (*Pereskioideae*), Опунциевые (*Opuntioideae*) и Цереусовые (*Cereoideae*).

Подсемейство Перескиевые (*Pereskioideae*) отличается одревесневающими несуккулентными стеблями и нормально развитыми листьями. Цветки располагаются в кистевидных соцветиях, реже одиночные, на цветоножке, со средней или нижней завязью, красные, белые, розовые или оранжевые. Наиболее распространены виды рода Переския (*Pereskia grandiflora*, рис. 383), являющиеся небольшими деревьями, кустарниками, кустарничками или одревесневающими лианами, встречающимися в тропических областях Мексики и Южной Америки, в саваннах и колючих кустарниковых зарослях.

К подсемейству Опунциевые (*Opuntioideae*) относятся кустарники или кустарнички, часто подушковидной формы, с сочными шаровидными, цилиндрическими, чаще плоскими стеблями. Листья мелкие, сочные, шиловидные, рано опадающие. Цветки одиночные, сидячие, жёлтые или оранжевые, реже белые. Завязь нижняя. Отличительной особенностью является наличие в ареолах особых колючек - глохидий, имеющих микроскопические крючковидные выросты и легко обламывающиеся. Самым крупным родом является Опунция (*Opuntia tuna*, рис. 384). Представители подсемейства распространены широко по всей Америке от 56° южной широты до 54° северной.

К подсемейству Цереусовые (*Cereoideae*) относятся древовидные, кустарниковые и травянистые формы. Некоторые виды растут как эпифиты или лианы во влажных тропических лесах. Характерно отсутствие листьев и глохийд. Цветки одиночные, сидячие, с нижней завязью. Распространено подсемейство в Северной и Южной Америке в пределах от 52° северной широты до 46° южной широты.

Типичным родом подсемейства является род Цереус (*Cereus*), насчитывающий более 40 видов, распространённых в основном в Южной Америке. Стебли большинства видов колонновидные, прямостоячие, иногда сильно разветвлённые, как у Цереуса гигантского (*Cereus giganteus*, рис. 385, 1-2). Некоторые виды растут в виде кустарников или стелются по земле. Есть и эпифитные виды, такие, как Цереус плетевидный (*Cereus flagelliformis*, рис. 385, 3-6). Стебли у всех цереусов ребристые, вдоль рёбер располагаются серовойлочные ареолы. Цветки одиночные, трубчатые, разной длины и окраски. Плоды многих видов съедобные.

У видов некоторых родов цветки возникают на специализированном органе - цефалии, представляющим собой плотное войлочное образование

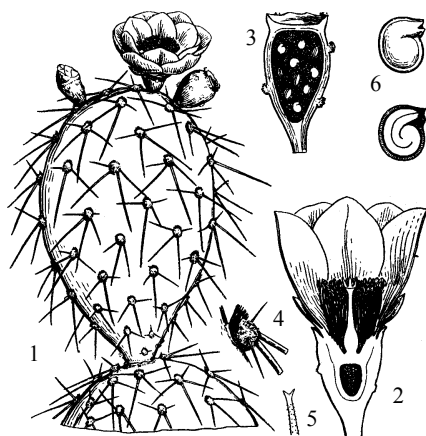


Рис. 384. *Opuntia tuna*: 1 - цветущий побег; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод в разрезе; 4 - ареола; 5 - глохийда; 6 - семя

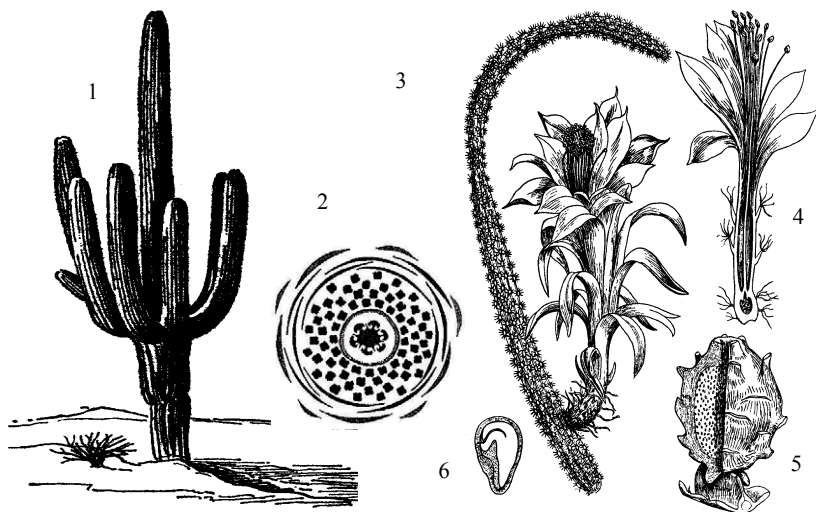


Рис. 385. *Cereus giganteus*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка. *Cereus flagelliformis*: 3 - часть побега с цветком; 4 - цветок в разрезе; 5 - плод; 6 - семя в разрезе

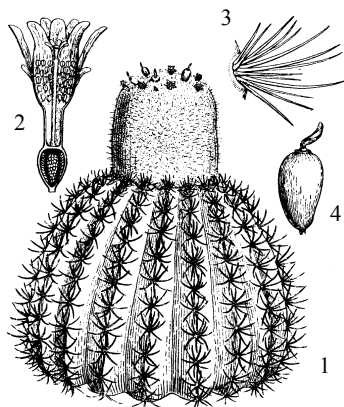


Рис. 386. *Melocactus communis*: 1 - внешний вид растения с цефалием; 2 - цветок в разрезе; 3 - ареола; 4 - плод

на вершине стебля. Он появляется в генеративную фазу развития растения и формируется за счёт особого деления точки роста, когда вместо ребер образуются многочисленные сосочки с ареолами, густо покрытыми волосками и щетинками, как у Мелоактуса обыкновенного (*Melocactus communis*, рис. 386).

Виды рода Рипсалис (*Rhipsalis*, рис. 387) распространены в лесах Восточной Бразилии, где насчитывают свыше 60 видов. Это эпифитные растения с сильно ветвящимися стеблями и воздушными корнями, поглощающими атмосферную влагу. Стебли цилиндрические или гранёные, ареолы мелкие, едва заметные. Цветки одиночные, мелкие. Плод ягодообразный.

Особую группу образуют виды, у которых основания листьев сильно разрастаются и образуют бугорки - мамиллы (сосочки), иногда достаточно крупные. Они располагаются спирально, на верхушке расположены ареолы. Такие структуры формируются у видов родов Маммиллярия (*Mammillaria*) и Пародия (*Parodia*, рис. 388,1). Наиболее крупные мамиллы формируются у Лехтенбергии (*Leuchtenbergia principis*, рис. 388,2), выполняющие функцию суккулентной листовой пластинки.

Семейство Гвоздичные (*Caryophyllaceae*) насчитывает около 80 родов и 2000 видов, распространённых по всему земному шару и в самых различных местообитаниях, часто встречаются в экстремальных условиях. Так в Гималаях, на высоте 6000 м над уровнем моря, значительно выше всех других цветковых растений, встречается Звездчатка стелющаяся (*Stellaria decumbens*), а на Джомолунгме, на высоте 6218 м обнаружена Песчанка моховидная (*Arenaria muscifformis*). В Антарктиде, где высших растений практически нет, растёт один вид этого семейства - Колобантус Кито (*Colobanthus quitensis*), а в северных широтах дальше всех встречается Ясколка альпийская (*Cerastium alpinum*), растущая на северном берегу Гренландии (83°с.ш.). Обитают Гвоздичные и в засушливых районах, в степях, полупустынях и пустынях. Наибольшее количество видов сосредоточено в Средиземноморье и в Средней Азии. Много и космополитных видов. Семейство представлено травянистыми

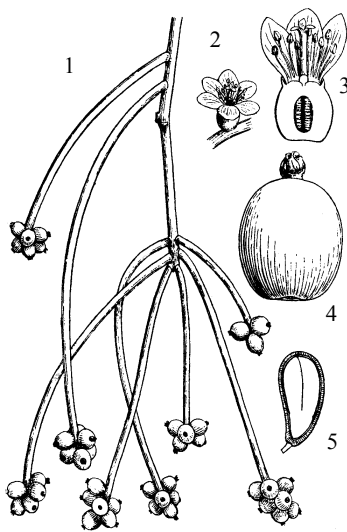


Рис. 387. *Rhipsalis cassitha*: 1 - часть побега с плодами; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод; 5 - семя



Рис. 388. *Parodia microsperma* (1) и *Leuchtenbergia principis* (2)

растениями с супротивными, цельными листьями, снабжёнными прилистниками или без них. Цветки собраны в дихазидальные соцветия, редко одиночные, актиноморфные, у большинства представителей пятичленные. Андроцей состоит из 5-10 тычинок, в большинстве случаев обдиплостемонный (наружный круг тычинок расположен против лепестков), что является особенностью семейства. Гинецей лизикарпный, образован 2-5 плодolistиками. Плоды - коробочки, орехи, редко ягоды. По строению цветка семейство делится на 3 подсемейства: Приноготковые (*Paronychioideae*), Мокричные (*Alsinoideae*) и Смолёвковые (*Silenoideae*).



Рис. 389. *Paronychia cephalotes*: 1 - диаграмма цветка; 2 - плод с прицветниками

Подсемейство Приноготковые (*Paronychioideae*) характеризуется наличием прилистников и простым чашечковидным околоцветником. Наиболее просто устроен цветок у Паронихии головчатой (*Paronychia cephalotes*, рис. 389). Он состоит из 5 чашелистиков, 5 тычинок и двучленного гинецея с одиночной базальной семязпочкой. По созревании плодов (орехов) чашечка разрастается и полностью закрывает орех. Плёнчатые прицветники остаются при плодах и обеспечивают их распространение при помощи ветра.

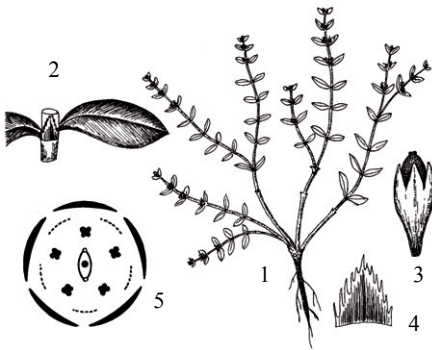


Рис. 390. *Herniaria glabra*: 1 - внешний вид; 2 - узел; 3 - плод; 4 - прилистник; 5 - диаграмма цветка

У широко распространённого сорняка Грыжника гладкого (*Herniaria glabra*, рис. 390) цветки собраны в плотные клубочки и имеют щетинковидные лепестки, но и они чаще отсутствуют. Плод - орех, опадающий вместе с чашечкой.

Род Дивала (*Scleranthus*) имеет цветок, состоящий из 5

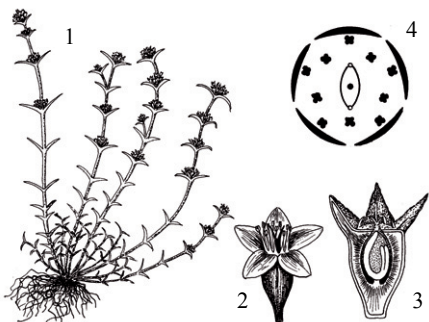


Рис. 391. *Scleranthus annuus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - плод в разрезе; 4 - диаграмма цветка

чашелистиков, 10 тычинок и пестика, образованного двумя плодолистиками. Дивала однолетняя (*Scleranthus annuus*, рис. 391) - широко распространённый сорняк с узкими, шиловидными листьями и мелкими цветками, собранными в плотные соцветия. Чашелистики и тычинки прикрепляются к глубоко вогнутому цветоложу, которое после созревания плода твердеет и плотно его охватывает. Чашелистики остаются при плодах.



Многими систематиками этот род относится к подсемейству Мокричных из-за отсутствия прилистников, но строение цветка (простой околоцветник, одногнёздная завязь с базальной семяпочкой и плода (орех) говорит о принадлежности его к подсемейству Приноготковых.

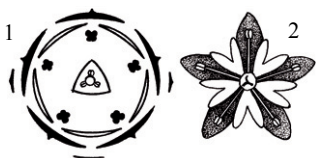


Рис. 392. *Stellaria media*: 1 - диаграмма цветка; 2 - цветок

Подсемейство Мокричные (*Alsinoideae*) характеризуется отсутствием прилистников, раздельнолистной чашечкой, двойным околоцветником и лепестками без ноготков.

Наиболее простой цветок в подсемействе имеет Звездчатка средняя, или Мокрица (*Stellaria media*, рис. 392), часто встречающаяся на рыхлых и влажных почвах как сорняк. Это растение цветёт в течение всего вегетационного периода и даёт в год 2 поколения. Цветок четырёхкруговой, чашелистиков и лепестков по 5. Лепестки белые, двураздельные. Тычинок 5, завязь образована 3 плодолистиками. Плод - коробочка, раскрывающаяся почти до основания шестью створками.

Пятикруговой цветок имеет Торица обыкновенная (*Spergula vulgaris*, рис. 393). Это космополитный сорняк с тонкими ветвистыми стеблями, нитевидными листьями, расположенными в ложных мутовках и снабжённых при основании плёнчатыми прилистниками. Цветки располагаются на длинных цветоножках и при оцветании отклоняются вниз. Околоцветник двойной, лепестки белые, цельные. Тычинок 10. Завязь образована 5 плодолистиками. Плод - коробочка, вскрывающаяся зубчиками. Одно растение образует от 3000 до 10000 семян, имеющих разные сроки прорастания.



Рис. 393. *Spergula vulgaris*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка

В подсемействе встречаются представители с четырёхчленным околоцветником. Так у Мшанки лежачей (*Sagina procumbens*, рис. 394) цветок имеет 4 чашелистика, 4 лепестка, 4 тычинки и пестик, состоящий из 4 плодолистиков. У этого вида наряду с обычными цветками встречаются и клейстогамные.

Подсемейство Смолёвковые (*Silenoideae*) характеризуется отсутствием прилистников и сростнолистной чашечкой. Лепестки обычно с ноготком. У некоторых видов в месте перехода ноготка в отгиб образуются выросты, называемые привенчиком, как у Горицвета кукушкина (*Cocciganthe flos-cuculi*, рис. 396,3-4). У многих видов цветоноже выше места прикрепления чашелистиков удлиняется, образуя андрогинофор, к которому прикрепляются другие части цветка значительно выше дна чашечки. Андроцей у представителей подсемейства представлен 10 тычинками, гинецей - 2-5 плодолистиками. Куколь обыкновенный (*Agrostemma githago*, рис. 395,1-3) имеет одиночные цветки с



Рис. 394. *Sagina procumbens*: диаграмма цветка

крупными, розовыми, цельными лепестками. Завязь образована 5 плодолистиками. Это растение является сорняком культурных злаков. Ранее широко распространённый в Средиземноморье, этот вид проник до Австралии и Капской области. Его семена содержат ядовитый гликозид гитагин, действующий на сердце и нервную систему и разрушающий красные кровяные тельца. Примесь семян в муке в количестве 0,5% опасна для здоровья.

Род Смолёвка (*Silene*) отличается трёхчленным гинецеем и трёхгнездной у основания завязью. У Смолёвки вильчатой (*Silene dichotoma*, рис. 395,4-5), как и у многих видов этого рода, стебель под соцветием выделяет клейкое вещество, препятствующее проникновению в цветок мелких ползающих насекомых. Эти виды опыляются бабочками, откладывающими яйца у основания завязи. Лепестки с привенчиком.

Некоторые виды подсемейства - двудомные растения, как, например, широко распространённый сорняк Дрёма белая (*Melandrium album*, рис. 396,5). Мужские цветки имеют узкую чашечку, женские - широкую, которая при плодах становится вздутой. Лепестки белые, с двураздельным отгибом и привенчиком.

Наиболее известным родом является род Гвоздика (*Dianthus*), насчитывающий более 300 видов, многие из которых являются культивируемыми декоративными растениями. У культурных гвоздик часто встречается махровый

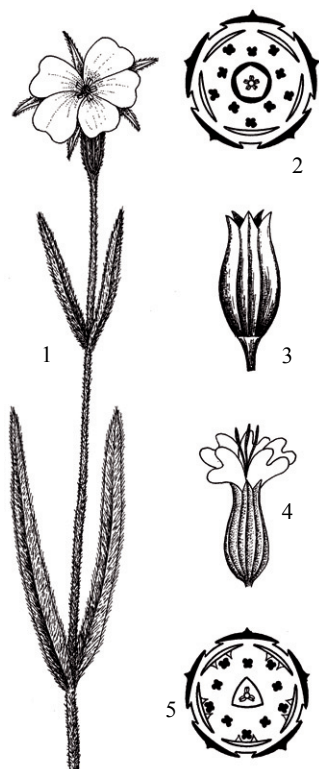


Рис. 395. *Agrostemma githago*: 1 - верхняя часть растения; 2 - диаграмма цветка; 3 - плод. *Silene dichotoma*: 4 - цветок; 5 - диаграмма цветка

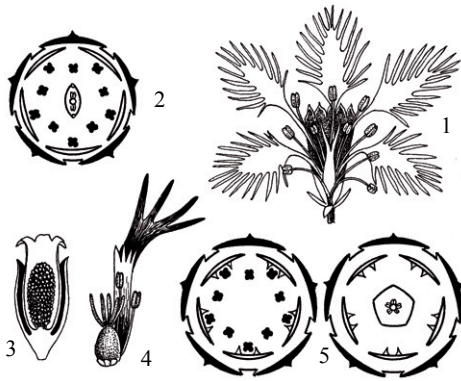


Рис. 396. *Dianthus superbus*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка. *Coscyganthe flos-cuculi*: 3 - лепесток венчика с привенчиком и пестиком; 4 - плод в разрезе. *Melandrium album*: 5 - диаграммы мужского и женского цветков

венчик, образуемый расщеплением тычинок и превращением их в лепестки. Лепестки на концах обычно зубчатые или рассечённые на узколинейные дольки, как у Гвоздики пышной (*Dianthus superbus*, рис. 396, 1-2).

Многие виды семейства содержат сапонины - вещества, которые при взбалтывании с водой дают обильную пену, не содержащую щёлочи в отличие от мыльной. Одним из таких видов является Мыльнянка аптечная (*Saponaria officinalis*), известная под названием "мыльного корня".

Диаграмма цветка этого вида совпадает с диаграммой цветка Гвоздики.

Порядок *Caryophyllales* объединяет самые различные таксоны, общей особенностью которых является наличие у всех семейств согнутых (кампилотропных) семян и большей частью почковидных семян с согнутым или спиральным зародышем, окружённым у большинства представителей периспермом. Иногда перисперм отсутствует, а у Гвоздики зародыш прямой. Наиболее развитый цветок имеет семейство *Caryophyllaceae*, формула которого $Ca_{(5)} Co_5 A_{5+5} G_{(2)}$, но наряду с этим самые примитивные представители порядка имеют более просто устроенный цветок с формулой $P_5 A_5 G_{(2)}$, аналогичной формуле предыдущих порядков *Urticales* и *Polygonales*. Среди *Caryophyllales* эта формула встречается у большинства семейств. В цветках некоторых *Caryophyllales* наблюдается явление увеличения количества органов путём расщепления, особенно часто увеличивается количество тычинок. Это особенно проявляется в семействе Айзооновые (*Aizoaceae*), где не только наблюдается значительное увеличение количества тычинок вследствие расщепления 10 первоначально заложенных, но и образование дополнительного венчика путём расщепления наружных тычинок на 2 части - плодущую внутреннюю (собственно тычинку) и бесплодную, лепестковидную наружную. Несмотря на большое разнообразие в строении цветков, все таксоны порядка связаны между собой переходными типами, что можно видеть из предложенной Н.А.Кузнецовым схемы филогенетических связей основных семейств порядка *Caryophyllales* (рис. 397). Диаграммы цветков этих семейств можно выводить одну из другой, поскольку они связаны постепенными переходами. Из схемы видно, что по строению цветка границы между отдельными семействами, особенно между примитивными представителями, трудно провести. Много сходного между семействами и в строении вегетативных органов. Анатомические особенности строения стеблей некоторых семейств отличаются от всех двудольных. Так у представителей семейств Маревые (*Chenopodiaceae*), Амарантовые (*Amaranthaceae*), Никтагиновые (*Nyctaginaceae*) и др. древесина корней и стеблей образуется по типу однодольных: первоначально заложенный в сосудисто-волокнистых пучках камбий прекращает свою деятельность,

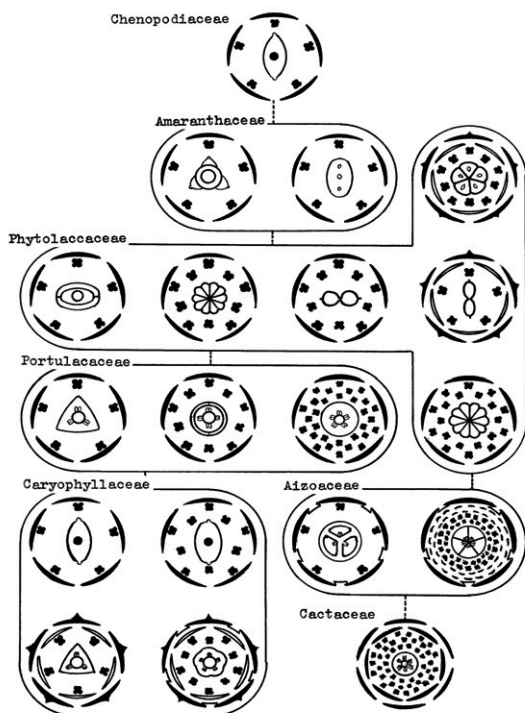


Рис. 397. Схема филогенетических отношений основных семейств порядка *Caryophyllales*

а в основной ткани закладывается вторичное камбиальное кольцо, образующее элементы ксилемы и флоэмы.

В филогенетическом отношении порядок *Caryophyllales* близок к порядку *Urticales*, в нём происходит постепенное усложнение цветка от однопокровного ветроопыляемого к двупокровному пятикруговому цветку, опыляемому насекомыми.

Порядок Плюмбагоцветные - *Plumbaginales*

Многолетние или редко однолетние травянистые растения, полукустарники или кустарнички, иногда лианы с простыми очередными листьями без прилистников. Цветки собраны в цимозные головчатые или метельчатые соцветия или кисти, обоеполые, актиноморфные, пятичленные, с двойным околоцветником и 1-2 прицветными чешуями. Чашечка сростнолистная, обычно остающаяся при плодах. Лепестки венчика сростаются у основания, реже венчик сростнолепестный. Тычинок 5, противостоящих лепесткам и более или менее сростаящихся с лепестками венчика. Гинецей лизикарпный, пятичленный. Завязь верхняя, с одним базальным семязачатком на длинной нитевидной семяножке. Плоды сухие, опадают вместе с чашечкой, вскрываются разными способами.

Порядок включает одно семейство Плюмбаговые (*Plumbaginaceae*), насчитывающее более 20 родов и 600 видов, распространённых повсеместно, особенно в засушливых и засоленных местообитаниях.

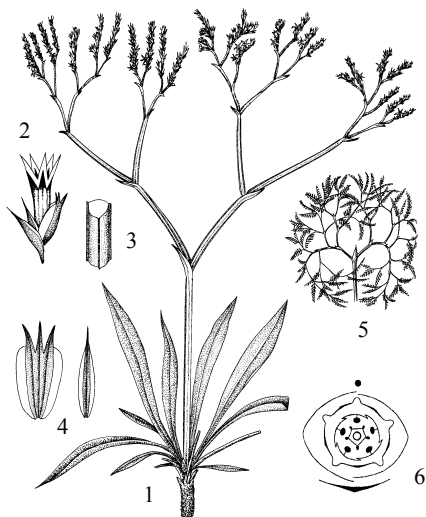


Рис. 398. *Goniolimon besseranum*: 1 - внешний вид; 2 - чашечка; 3 - фрагмент стебля; 4 - прицветники; 5 - соцветие во время созревания плодов; 6 - диаграмма цветка

Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка. Наибольшее число видов встречается в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях.

У многих видов семейства листья собраны в прикорневую розетку, а стебли превращены в безлистные цветоносы. Такие виды обычно являются обитателями степей и пустынь. Ко времени созревания плодов ветви соцветия отгибаются вниз и всё соцветие превращается в рыхлое шаровидное образование. Цветонос у основания легко отламывается и соцветие переносится ветром по типу "перекати-поля", что способствует распространению семян, как у Гониолимона Бессера (*Goniolimon besserianum*, рис. 398).

В семействе развито явление гетероморфизма цветка,

выражающееся в разном строении пыльцевых зёрен и рылец. У Кермека обыкновенного (*Limonium vulgare*, рис. 399) у разных особей развиваются пыльцевые зёрна с разной поверхностью экзины - с крупносетчатой (форма *A*) и мелкосетчатой (форма *B*). То же наблюдается и в отношении рылец: у одних особей они с мелкососочковой структурой, у других - с крупнососочковой. Также наблюдается разница в длине столбиков и тычиночных нитей - у одних столбики длинные, рыльца с крупнозернистой поверхностью, тычинки равны по длине столбикам или короче, а развивающаяся в них пыльца относится к форме *A*; у других столбики короткие, рыльца с мелкососочковой поверхностью, а пыльцевые зёрна относятся к форме *B*. При опылении развитие пыльцевой трубки возможно, если пыльцевые зёрна формы *A* с крупносетчатой поверхностью попадают на мелкососочковое рыльце, а пыльцевые зёрна формы *B* - на рыльца с крупнозернистой поверхностью. При других комбинация пыльцевые зёрна или не прорастают, или пыльцевые трубки не могут проникнуть сквозь рыльца. Самоопылению препятствует также гетеростилия.

Наиболее крупным родом является Акантолимон (*Acantholimon*, рис. 400), насчитывающий около 250 видов, распространённых главным образом в Передней и Средней Азии. Они являются ксерофитами, растущими в виде колючих подушек. У большинства видов имеется два типа листьев: более мезофильные, весенние, рано отмирающие и опадающие, и более жёсткие, ксерофильные, летние, которые осенью тоже отмирают, но остаются на стебле и участвуют в создании и поддержании подушковидной формы растения. Такой диморфизм листьев связан с резкой сезонностью в выпадении осадков, когда влажный и прохладный зимне-весенний период сменяется сухим и жарким летне-осенним.

Порядок Первоцветные - *Primulales*

Деревья, кустарники и травы с очередными, реже супротивными или мутовчатыми простыми и цельными листьями без прилистников. Цветки собраны в различного рода соцветия, реже одиночные, обоеполые, реже однополые, обычно актиноморфные, пятичленные. Чашелистики свободные или сросшиеся, венчик сростнолепестный, реже свободнолепестный или отсутствует. Тычинки в одинаковом числе с лепестками, супротивные им, большей частью прикреплены к трубке венчика, реже свободные. У некоторых видов кроме внутреннего круга имеется внешний круг чешуевидных стаминодиев, супротивных чашелистикам. Гинецей лизикарпный, с простым или лопастным столбиком, часто с головчатым рыльцем. Завязь верхняя, реже средняя или нижняя. Плоды - ягоды, костянки или коробочки, семена с обильным эндоспермом.

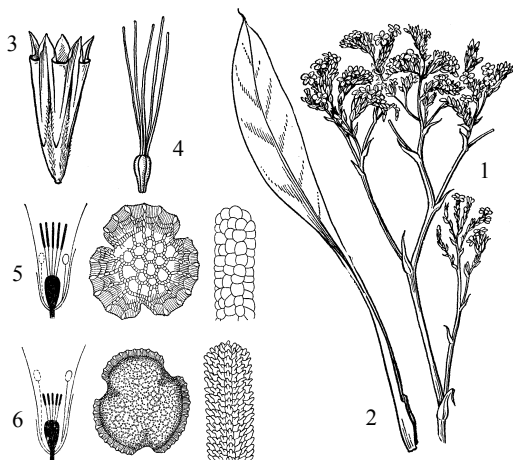


Рис. 399. *Limonium vulgare*: 1 - часть соцветия; 2 - лист; 3 - чашечка; 4 - гинецей; 5 - схема цветка с длинными столбиками, его пыльцевое зерно (форма А) и рыльце; 6 - схема цветка с короткими столбиками, его пыльцевое зерно (форма В) и рыльце



Рис. 400. Разные виды рода *Acantholimon*

Порядок включает 4 семейства, из которых самым крупным является Первоцветные (*Primulaceae*), насчитывающее около 30 родов и 1000 видов, распространённых по всему земному шару, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария. Это преимущественно многолетние корневищные травы, часто с розеткой листьев и безлистным стеблем-стрелкой, обычно наземные, редко водные.

Виды рода Цикламен (*Cyclamen*) имеют многолетний клубень



Рис. 401. *Cyclamen abchasicum*

гипокотильного происхождения, достигающий 10 см в диаметре и несущий розетку листьев и цветоносы с одиночными цветками. Обычно это ранневесенние эфемероиды, венчик которых имеет отогнутые вверх лепестки. После цветения цветоножки при плодах спирально закручиваются и увлекают коробочки к земле. Выпадающие из них крупные клейкие семена распространяются муравьями. Цикламен абхазский (*Cyclamen abchasicum*, рис. 401), растущий в высокогорьях Западного Кавказа, является осенним эфемероидом, цветущим в августе-сентябре. В горшечной культуре широко распространён Цикламен персидский (*Cyclamen persicum*), имеющий разную окраску крупного венчика - розовую, тёмно-красную, белую и др.

Среди представителей семейства есть небольшое число видов, являющихся однолетними травами. Это Очный цвет

полевой (*Anagallis arvensis*, рис. 402), встречающийся как сорняк в посевах и на огородах.

Есть виды, связанные с водными местообитаниями. Среди них представители рода Северница (*Samolus*), населяющих приморские страны Южного полушария и Северную Америку. Космополитным видом является Северница Валеранда (*Samolus valerandi*, рис. 403), распространённая в Северном полушарии, приуроченная к берегам рек, озёр, прудов. Мелкие цветки этого вида собраны в рыхлую кисть. В цветке 5 тычинок и 5 стаминодий. Цветоножки выше середины коленчато-изогнуты, с мелким, заострённым прицветничком в месте изгиба. Плод - шаровидная коробочка с мелкими (до 0,4 мм) семенами. Это самоопыляющееся растение. Тычинки в цветке находятся на уровне рыльца, расставлены в стороны. По созревании пыльцы они загибаются в сторону пестика и прикасаются к рыльцу, отлагая на него пыльцу. Завязь, в отличие от других представителей семейства, полунижняя, сростается с чашечкой, поэтому, когда образуется плод, он плотно окружен чашечкой с 5 зубцами в верхней части. Семена по созревании падают в ил или на сырую землю и прилипают вместе с грязью к ногам птиц - куликов, трясогузок, цапель и др., которые распространяют семена на другие водоёмы.

Род Первоцвет (*Primula*) насчитывает более 500 видов, распространённых по всему земному шару, но



Рис. 402. *Anagallis arvensis*: 1 - внешний вид; 2 - плод

преимущественно в умеренных зонах и в альпийском поясе гор. Это многолетники с коротким корневищем и прикорневой розеткой листьев, цветки одиночные, находящиеся в пазухах листьев, или в зонтиковидном соцветии на верхушке безлистной стрелки, как у Первоцвета приятного (*Primula amoena*, рис. 404) Венчик у этого вида до 2-2,5 см в диаметре, розово-пурпурный, трубка венчика в 1,5 раза превышает длину чашечки. Лепестки обратнoсердцевидные, с неглубокой выемкой на вершине. Плод - коробочка, едва выступающая из чашечки.

Многие виды этого рода имеют приспособления для эффективного перекрёстного опыления. У них образуется два типа цветков: на одних растениях - длинностолбиковые, на других - короткостолбиковые (это явление получило название гетеростилии). У длинностолбиковых цветков в зеве венчика на уровне отгиба или чуть выше расположено рыльце, тычинки прикреплены к средней части трубки венчика, в то время как у короткостолбиковой формы наоборот - в зеве венчика видны тычинки, прикрепленные к верхней части трубки, а рыльце находится на том же уровне, что и тычинки у первой формы (рис. 405). Когда насекомое-опылитель (шмель) погружает свой хоботок внутрь трубки венчика длинностолбикового цветка, пыльца на его хоботке



Рис. 403. *Samolus valerandi*

оказывается на таком же уровне, на котором расположено рыльце короткостолбикового цветка, и наоборот. Явление гетеростилии сопровождается и другими признаками: у длинностолбиковых цветков пыльца мельче, а рыльца имеют крупные папиллы. У короткостолбиковых она крупнее, а папиллы мельче. Таким образом, пыльца короткостолбиковых цветков эффективнее принимается рыльцами длинностолбиковых, и наоборот.

Род Вербейник насчитывает около 110 видов, населяющих умеренные и субтропические зоны Северного полушария. Одним из интересных видов является Вербейник монетный (*Lysimachia nummularia*, рис. 406) - травянистый многолетник с лежачими, укореняющимися стеблями до 30 см длиной, покрытыми супротивными, округлыми листьями до 25 мм в диаметре. Цветки с двойным околоцветником, одиночные, пятичленные, располагаются в пазухах листьев. Венчик окрашен в



Рис. 404. *Primula amoena*

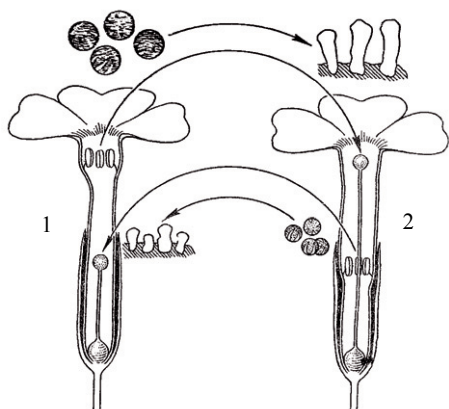


Рис. 405. Схема перекрёстного опыления: 1 - короткостолбиковый цветок с мелкими сосочками рыльца и крупной пылью; 2 - длинностолбиковый цветок с крупными сосочками рыльца и мелкой пылью

но развитых семян не образуется. Этот вид является полутенелюбивым лесным. Предпочитает богатые гумусом или илистые почвы. Растет в лесах, на лесных полянах и опушках, лугах, пастбищах, по берегам водоёмов. Цветёт с мая по июль. Широко распространён в Европе, занесён в Северную Америку и Японию.

Филогенетические отношения таксонов класса *Myricopsida* представлены на рисунке 407. Надпорядок *Myricanae* включает достаточно обособленные порядки, родственные связи между которыми слабо прослеживаются. С другой стороны, порядки надпорядка *Caryophyllanae* имеют более тесные родственные связи. Наиболее высокоорганизованными являются представители порядков *Plumbaginales* и *Primulales*, цветок которых является четырёхкруговым сростнолепестным. О родстве с *Caryophyllales* свидетельствует гаплостемонный андроцей и лизикарпный гинецей, сохранивший, как у примитивных таксонов класса, базальный семезачаток.

жёлтый цвет, до 30 мм в диаметре. Тычинок 5, сросшихся у основания. Плод - шаровидная коробочка, раскрывающаяся пятью створками.

Вербейник монетный размножается только вегетативно при помощи ползучих, укореняющихся стеблей. В пазухах листьев в верхней части побегов образуются почки, которые укореняются и в следующем году дают начало новым растениям. Популяция вида представляет собой один большой клон, состоящий из вегетативных потомков. Рыльца пестиков не воспринимают не только собственную пыльцу, но и пыльцу цветков других особей этого клона, поэтому нормаль-



Рис. 406. *Lysimachia nummularia*

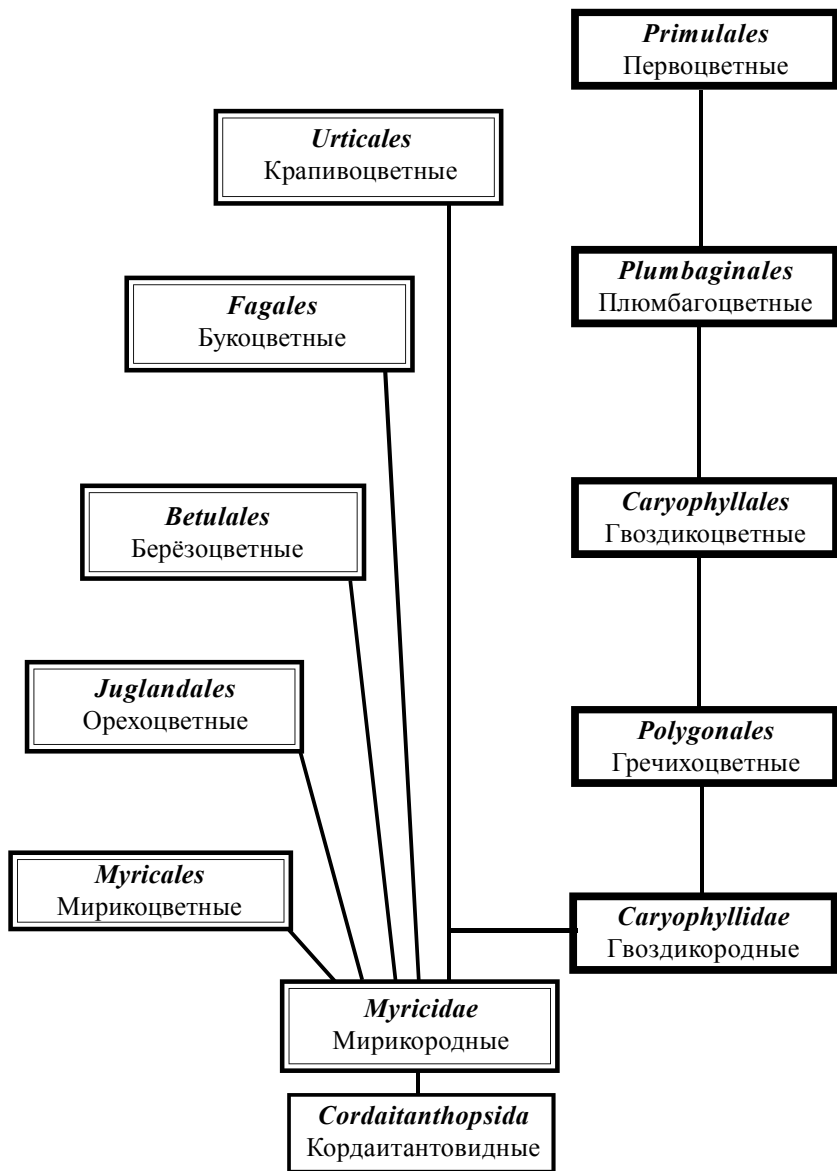


Рис. 407. Схема филогенетических отношений в классе Мириковидные - *Myricopsida*

КЛАСС ПЕРЕЧНОВИДНЫЕ - *PIPEROPSIDA*

Характерным признаком таксона является наличие более или менее трансформированного стробилоподобного початковидного соцветия. У большинства представителей зародыш с одной семядолей, у примитивных таксонов с двумя. Цветки обычно без околоцветника или с чешуевидным околоцветником, у наиболее высоко организованных представителей околоцветник двойной, шестичленный. Гинецей паракарпный, псевдомономерный, а также апокарпный и синкарпный. Большей частью ветроопыляемые растения, у насекомоопыляемых привлекающие структуры развиваются из присоцветных листьев (покрывала). Связь с кордаитантоподобными предками прослеживается слабо и лишь у самых примитивных представителей.

Класс подразделяется на три подкласса: Перечнородные (*Piperidae*), Пальмородные (*Arecidae*) и Ароиднородные (*Arididae*).

Подкласс Перечнородные - *Piperidae*

Подкласс представлен травянистыми растениями, лианами, кустарниками, реже небольшими деревьями с простыми очередными или супротивными листьями, реже мутовчатыми, реже прилистников, реже с прилистниками, которые прирастают к черешку листа. Цветки мелкие, обоеполые, реже раздельнополые, без околоцветника, с чешуевидными прицветниками или без них. Опыление при помощи ветра, воды, насекомых, а также имеет место самоопыление. Включает два порядка: Перечноцветные (*Piperales*) и Хлорантоцветные (*Chloranthales*).

Порядок Перечноцветные - *Piperales*

Характеризуется початковидными, кистевидными или колосовидными соцветиями, цветками без околоцветника или с чешуевидным околоцветником. Включает 2 семейства: Перечные (*Piperaceae*) и Савуровые (*Saururaceae*).

Семейство Перечные (*Piperaceae*) насчитывает 10 родов и около 3000 видов. Самыми крупными родами являются Перец (*Piper*) и Пеперомия (*Peperomia*), распространённые в тропиках Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Это кустарники или травы, реже деревья, часто с узловатыми стеблями, с простыми цельнокрайними листьями, нередко имеющими дуговое жилкование. Обитают на опушках тропических лесов, на сырых тенистых местах, некоторые представители являются эпифитами. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые, голые, без околоцветника и настоящих прицветников. Количество членов цветка кратно трём (формула цветка однодольных растений). Опыляются при помощи ветра или воды. Несмотря на невзрачность, цветки посещаются насекомыми. У многих видов имеется не свойственное двудольным анатомическое строение стебля: проводящие пучки у них расположены разбросанно, по типу однодольных. Однако пучки открытые и имеют функционирующий камбий.

Наибольшее количество видов (около 2000) насчитывает род Перец (*Piper*). Большой известностью пользуется Перец чёрный (*Piper nigrum*, рис. 408) - лазящий кустарник, широко культивируемый в тропических странах. Цветки расположены в пазухе кроющего листа и прикрыты сверху двумя листовидными складками початка, имеющими вид прицветников. В цветке 2 тычинки и след от третьей, редуцированной. Пестик образован тремя плодolistиками, имеет трёхлопастное рыльце.

Завязь одногнёздная, с одной прямой семязпочкой. Плод - костянка, семя с периспермом. Плоды содержат большое количество эфирных масел и служат пряностью.

Род Пеперомия (*Peperomia*) насчитывает около 800 видов. Это эпифитные или скальные растения, иногда кустарники и травы. Некоторые представители широко распространены в культуре в качестве комнатных растений, например Пеперомия туполистная (*Peperomia obtusifolia*, рис. 409). У видов этого рода листья очередные или супротивные, часто суккулентные.

Цветки обоеполюе, тычинок 2, столбик нитевидный. Особенностью является наличие особого типа зародышевого мешка (Peperomia-тип). В нём образуется не 8, а 16 ядер, из которых одно идёт на образование яйцеклетки, одно образует синнергиду, а 8, сливаясь между собой, образуют центральное октоплоидное ядро. Остальные ядра атрофируются. Таким образом, у Пеперомии после двойного оплодотворения образуется наноплоидный (9n) эндосперм. Однако он не развивается и питательная ткань семени представлена периспермом. Плоды костянкovidные, с тонким слизистым околоплодником. Зародыш имеет две семядоли, но у многих видов при прорастании семени из земли выходит лишь одна семядоля, другая же остаётся в семени под землёй и выполняет функцию органа, высасывающего из эндосперма питательные вещества, подобно семядолям однодольных растений.

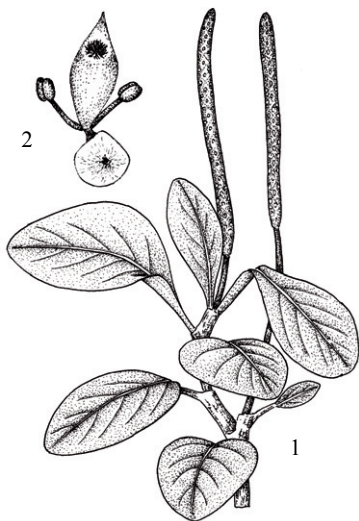


Рис. 409. *Peperomia obtusifolia*: 1 - внешний вид; 2 - цветок

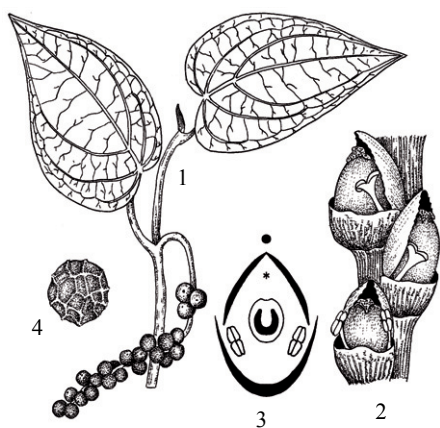


Рис. 408. *Piper nigrum*: 1 - побег с плодами; 2 - часть соцветия; 3- диаграмма цветка; 4 - плод

Во флорах топических стран Перечные играют заметную роль в сложении растительных сообществ. Велика и их экономическая роль, многие используются как пряности с глубокой древности. Листья Перца бетеля (*Piper betle*) употребляются жителями тропических стран для жевания. В предварительно намазанный гашёной известью лист заворачивают плод пальмы Ареки (*Areca catechu*) и всё это жуют. При этом зубы чернеют, а десна окрашиваются в красно-бурый цвет. Некоторые другие виды используют в медицине и пищевой промышленности.

Семейство Савуровые (*Saururaceae*) насчитывает 4 рода и 6 видов, распространённых в Азии и в

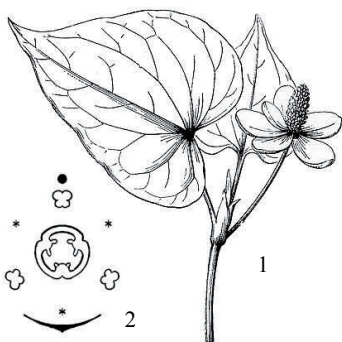


Рис. 410. *Houttuynia cordata*: 1 - побег с соцветием 2 - диаграмма цветка

сердцевидной (*Houttuynia cordata*, рис. 410). Тычинок в цветке у разных представителей от 3 до восьми, но большей частью 6. Пестик из 3-4 плодолистиков, гинецей паракарпный. Лишь у видов рода Саврурус (*Saururus cernuus*, рис. 411) плодолистки почти свободные, сросшиеся только у основания. Семязачатков от 1 до 8. Прimitивным признаком является частичная открытость столбика и завязи. Плод - многосемянная мясистая коробочка, вскрывающаяся верхушечным округлым отверстием, или (у Савруруса) состоит из невскрывающихся, мясистых, сросшихся у основания односемянных плодиков.

У представителей семейства развито вегетативное размножение при помощи деления корневища.

В ископаемом состоянии *Piperales* не известны, но этот порядок древний, о чём свидетельствует простота строения цветка и характер географического распространения (в странах, сохранивших много древних типов). Многие виды сочетают в себе признаки однодольных и двудольных растений - общая формула цветка соответствует однодольным растениям, но зародыш с двумя семядолями. Весь порядок стоит в системе обособленно, генетические отношения с другими таксонами не прослеживаются.

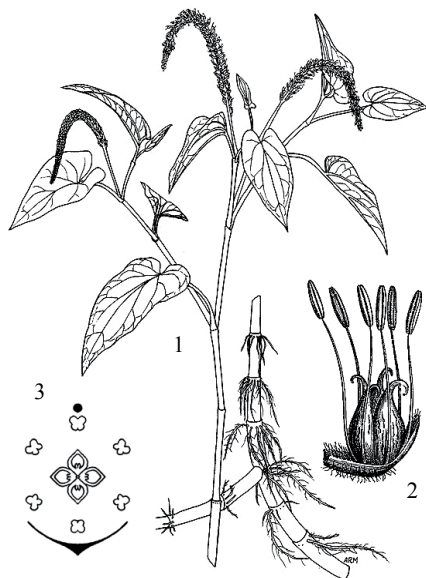


Рис. 411. *Saururus cernuus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка

Порядок Хлорантоцветные - *Chloranthales*

Монотипный порядок, включающий одно семейство Хлорантовые (*Chloranthaceae*), насчитывающее 5 родов и около 70 видов,

распространённых в тропических и субтропических областях Азии, в Меланезии, Полинезии, Новой Зеландии, тропической Америке и на Мадагаскаре. Наиболее широко распространены виды рода Хлорантус (*Chloranthus*), один из которых, Хлорантус японский (*Chloranthus japonicus*, рис. 412) на севере достигает Приморья и Сахалина. Это деревья, кустарники и травянистые растения с супротивными или мутовчатыми листьями, снаб-

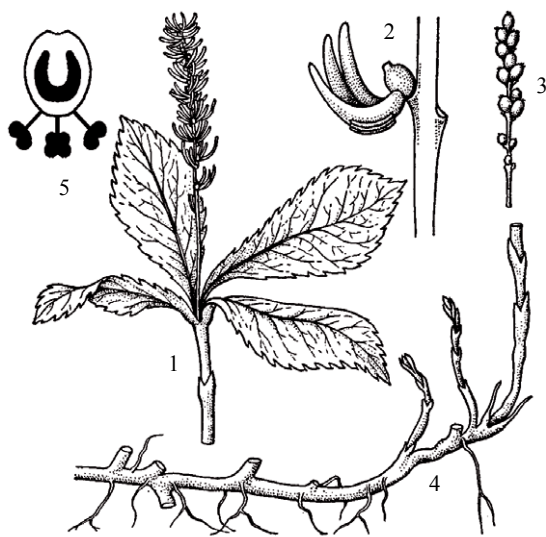


Рис. 412. *Chloranthus japonicus*: 1 - цветущий побег; 2 - цветок; 3 - плоды; 4 - корневище; 5 - диаграмма цветка

жёнными прилистниками. Сосуды ксилемы с лестничной перфорацией, у некоторых видов вместо сосудов трахеиды. Цветки мелкие, невзрачные, без околоцветника и прицветных листьев, собраны в колосовидные или головчатые соцветия, обоеполые или раздельнополые. Общий план строения цветка трёхчленный, что характерно для однодольных. Андроец редуцирован и специализирован. У Хлорантуса 3 тычинки, которые обычно срастаются между собой в трёхраздельную или трёхлопастную пластинку, несущую 4 пары микроспорангиев - две пары на средней лопасти и по одной паре на боковых. У представителей других родов андроец состоит из одной тычинки. В обоеполых цветках тычинки часто прирастают к пестику.

Гинецей состоит из одного плодолистика с сидячим рыльцем и одним семязачатком. Плод - костянка, семена с очень маленьким зародышем и сильно развитым эндоспермом. Отдельные представители порядка имеют декоративное значение, некоторые употребляются для ароматизации чая.

Подкласс Пальмородные - *Arecidae*

Подкласс представлен вторичнодревовидными растениями, обычно с прямым колонновидным стволом, реже встречаются почти бесстебельные формы и лианы. Листья крупные, перистые или веерные, расчленены на черешок и пластинку (но закладываются как цельные), образуют крону на вершине ствола, у лиан располагаются вдоль всего стебля. Монотипный подкласс, включающий один порядок Пальмоцветные (*Arecales*) и одно семейство Пальмовые, или Арековые (*Areaceae*).

Порядок Пальмоцветные - *Arecales*

Древовидные растения, обычно с прямым колоновидным древеснеющим стеблем, редко с ветвящимся стволом, иногда кустарниковидные растения с тонкими стеблями и лианы. У древовидных форм листья образуют крону на вершине ствола, у лиан и некоторых кустарниковидных форм они расположены вдоль стебля, имеющего длинные междоузлия. Листья большие, иногда достигающие 25 м длины, ясно расчлененные на черешок и пластинку. Пластинка веерная или перистая, иногда дважды перистая. По типу прикрепления сегментов листья пальм делятся на две группы: у одних пальм сегменты на поперечном сечении V-образные (индупликатные, рис. 413,2), у других - Л-образные (редупликатные, рис. 413,1). Основания черешков обычно влагалищные, охватывающие ствол. Многочисленные цветки собраны в крупные разветвленные рацемозные соцветия - метёлки, ветви которых являются колосьями с толстыми осями. Молодые соцветия окружены одним большим покрывалом (кроющим листом) и, кроме того, несут несколько небольших покрывал. Цветки многочисленные, мелкие или иногда крупные, сидячие и часто даже погруженные в ось соцветия или на очень коротких ножках, обоеполые или чаще однополые (однодомные

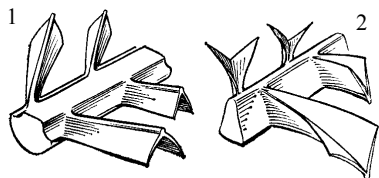


Рис. 413. 1 - фрагмент редупликатного листа; 2 - фрагмент индупликатного листа

или реже двудомные), актиноморфные или слабозигоморфные, трёхчленные. Околоцветник из 6, иногда 4 сегментов в 2 кругах, реже спиральный, сегменты свободные или частично сросшиеся, кожистые или мясистые, желтые или белые, редко околоцветник рудиментарный или отсутствует. Тычинок обычно 6 в 2 кругах, иногда круг 1, часто число тычинок увеличивается (иногда до 900 и больше), хотя и

остается кратным 3. Нити тычинок свободные или сросшиеся, часто приросшие к лепесткам. Гинецей из 3(4) свободных или чаще сросшихся плодолистиков, иногда псевдомономерный. Завязь верхняя, при синкарпном гинецее трёхгнездная. Плод - сухая или мясистая костянка с эндоспермом, обычно приросшим к семени, или реже ягодообразный, редко более или менее раскрывающийся. Семена с очень маленьким цилиндрическим или коническим зародышем и обильным, обычно роговидным эндоспермом.

Семейство Арековые, или Пальмовые (*Areaceae*) насчитывает до 240 родов и около 3400 видов, широко распространённых в тропических и субтропических странах, но наибольшего разнообразия достигают в Юго-Восточной Азии и в тропической Южной Америке. Пальмы - характерные компоненты многих тропических экосистем. Большинство обитает во влажных и тенистых местах, но встречаются и в аридных областях на выходах подземных вод. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка, оно делится на 9 подсемейств: Корифовые (*Coryphoideae*), Фениксовые (*Phoenicoideae*), Борассовые (*Borassioideae*), Кариотовые (*Caryotoideae*), Ниповые (*Nypoideae*), Лепидокариевые (*Lepidocaryoideae*), Арековые (*Arecoideae*), Кокосовые (*Cocosoideae*) и Фителефантовые (*Phytelephantoideae*).

Подсемейство Корифовые (*Coryphoideae*) объединяет пальмы с веерными индупликатными листьями. Цветки обычно трёхчленные, часто раздельнополые, собранные в простые или сложные соцветия. Гинецей апокарпный, реже мономерный. Одним из хорошо известных

представителей этого подсемейства является широко культивируемый Хамеропс низкий (*Chamaerops humilis*, рис. 414).

Подсемейство Фениксовые (*Phoenicioideae*) монотипное, включает один род Феникс (*Phoenix*), 17 видов которого являются двудомными растениями. Характерным признаком подсемейства являются перистые индупликатные листья, нижние сегменты которых превращаются в острые шипы. Цветок типичного строения, шестичленный, гинецей апокарпный, из 3 плодолистиков. Плод ягодообразный, содержит единственное семя. Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*, рис. 415) - древнейшее культурное растение, распространённое от засушливых областей Северной Африки до южного Пакистана. Финики - основной продукт питания миллионов людей, из них готовят десятки разнообразных блюд, пекут хлеб, из сока свежих плодов делают напитки, из сока стволов получают вино и сахар.

Подсемейство Борассовые (*Borassoideae*) характеризуется веерными листьями и диморфными цветками. Соцветия простые, с толстыми осями. Мужские цветки с трубчатой чашечкой и распростертыми лепестками на удлинённом цветоносе. Женские более крупные, с черепитчатыми или сросшимися у основания чашелистиками и черепитчатыми лепестками. Гинецей синкарпный, с трёхгнездной завязью. Плод - костянка. Самым известным представителем подсемейства является Сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*, рис. 416, 1-9), реликтовый вид Сейшельских островов, естественные места обитания которого объявлены заповедными. Это необычайно медленно растущее дерево. Мужские соцветия достигают 1-2 м, на их мясистых осях пучками по 20-30 располагаются погруженные в ямки цветки, раскрывающиеся неодновременно, поэтому цветение растягивается на 8-10 лет. Плод созревает 8-10 лет и достигает массы 13-18 кг. Под волокнистым мезокарпием находится двухлопастная

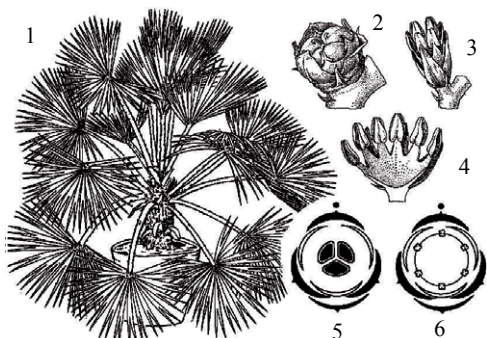


Рис. 414. *Chamaerops humilis*: 1 - внешний вид; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - разрез мужского цветка; 5-6 - диаграммы женского и мужского цветков

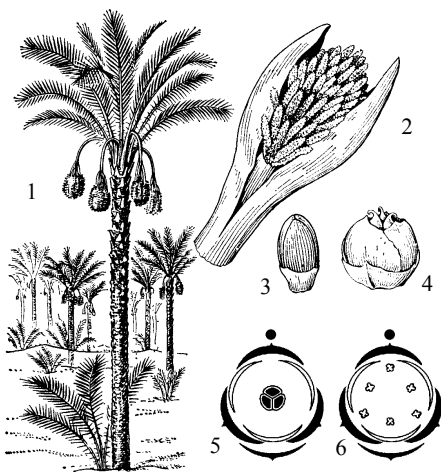


Рис. 415. *Phoenix dactylifera*: 1 - внешний вид; 2 - общее соцветие; 3 - мужской цветок; 4 - женский цветок; 5-6 - диаграммы женского и мужского цветков

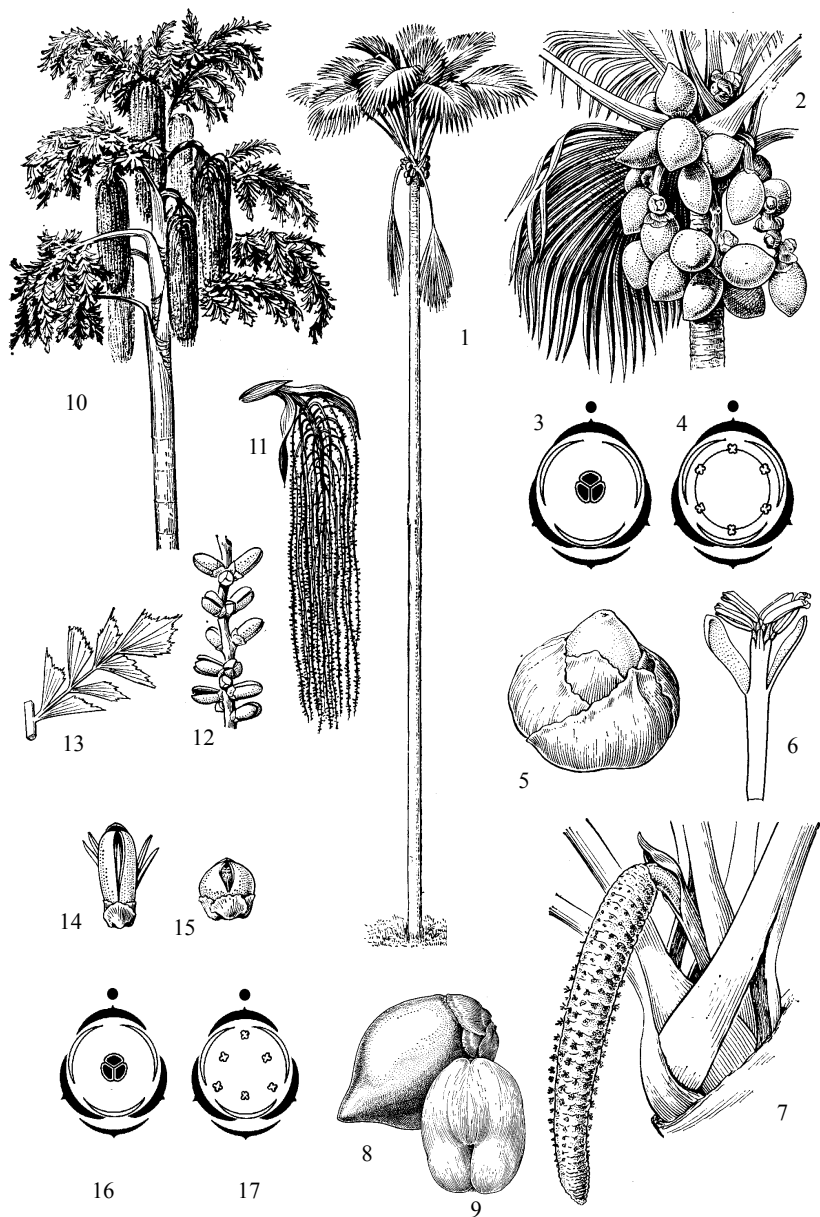


Рис. 416. *Lodoicea maldivica*: 1 - внешний вид; 2 - плоды; 3-4 - диаграммы женского и мужского цветков; 5-6 - женский и мужской цветки; 7 - мужское соцветие; 8-9 плод и двулопастный эндосперм. *Caryota urens*: 10 - общий вид; 11 - соцветие; 12 - фрагмент соцветия; 13 - фрагмент листа; 14-15 - мужской и женский цветки; 16-17 - диаграммы женского и мужского цветков -

косточка, содержащая крупное двухлопастное семя, которое прорастает 1-1,5 года и проросток питается веществами эндосперма в течение 4 лет. Желеобразная мякоть плода считается лакомством.

Подсемейство Кариотовые (*Caryotoideae*) представлено монокарпическими пальмами, растущими в Юго-Восточной Азии. Отличительным признаком являются перистые или дважды перистые листья, сегменты которых имеют веерное жилкование. Цветонос несёт несколько кроющих листьев и состоит из многочисленных свисающих ветвей, реже соцветие колосовидное. Цветки собраны в триады, состоящие из двух мужских цветков и одного женского, или соцветия раздельнополюе. Андроцей обычно из 6 тычинок, реже их количество достигает 250. Гинецей синкарпный, из трёх плодolistиков. Плод с сочным мезокарпием. Экономически важным растением этого подсемейства является Аренга перистая (*Arenga pinnata*), или сахарная пальма, которую культивируют по всей тропической Азии из-за сока, получаемого подсечкой мужских соцветий. Кроме того, из неё получают прочное, не гниющее в воде волокно. В Индии выращивают Кариоту жгучую (*Cariota urens*, рис. 416, 10-17), или винную пальму, из сока соцветий которой получают вино, сахар, из сердцевинки - саго. Из основания листьев получают волокно, из которого изготавливают очень крепкие верёвки. Мякоть плода обжигают из-за присутствия многочисленных кристаллов оксалата кальция.

Подсемейство Ниповые (*Nipoideae*) монотипное, представлено одним родом с одним видом - Нипа кустистая (*Nipa fruticans*, рис. 417),

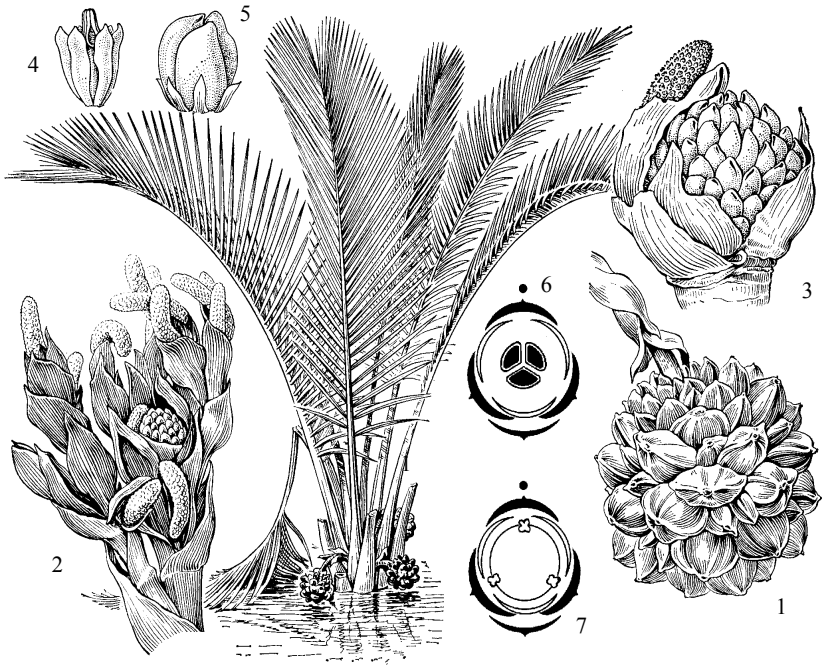


Рис. 417. *Nipa fruticans*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие с верхушечной головкой женских цветков и боковыми колосьями мужских; 3 - головка женских цветков; 4-5 - мужской и женский цветки; 6-7 - диаграммы женского и мужского цветков; 8 - головка плодов

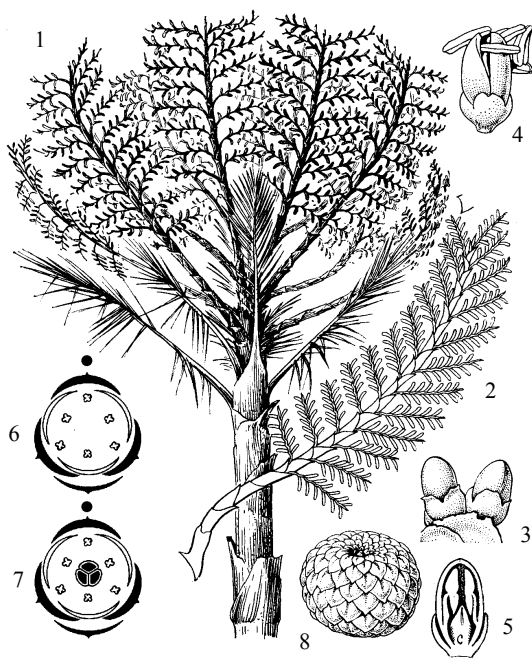


Рис. 418. *Metroxylon sagu*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент соцветия; 3 - пара цветков; 4 - мужской цветок; 5 - обоеполющий цветок в разрезе; 6-7 - диаграммы мужского и обоеполющего цветков; 8 - плод

образующей густые заросли на илистых берегах рек Юго-Восточной Азии. Стебли подземные, ползучие, дихотомически ветвящиеся. Черешки листьев пронизаны аэренхимой, на сегментах с нижней стороны имеются блестящие чешуи. Соцветие возникает в основании листьев и состоит из главной оси, на конце которой находится головка из женских цветков, и нескольких боковых ветвистых осей, заканчивающихся колосом мужских цветков. Оно густо покрыто крошащими листьями, предохраняющими развивающиеся цветки от затопления водой. Мужские цветки имеют 3 тычинки, полностью сросшиеся в гинецей колонку. Гинецей

апикарный, из 3 крупных незамкнутых плодолистиков, имеющих воронковидное рыльцевое отверстие. Нипа играет значительную роль в жизни населения, являясь источником получения вина, сахара, спирта, соли, съедобного эндосперма семени, волокна.

Подсемейство Лепидокариевые (*Lepidocaryoideae*) включает виды, обитающие в наиболее влажных тропических областях. Основным отличительным признаком является покрытый черепитчатыми чешуями гинецей и плод. Листья перистые или веерные, редуцированные. Цветки раздельнополые или обоеполые, располагаются поодиночке или парами. Чашечка сростнолистная, лепестки свободные. Тычинок 6, реже 20-70, гинецей синкарпный, трёхчленный.

Важнейшим представителем подсемейства является Саговая пальма (*Metroxylon sagu*, рис. 418), обитающая в Новой Гвинее, Таиланде, Индонезии и широко культивируемая. Крахмал, извлекаемый из сердцевины стеблей, является основным продуктом питания для местного населения. Это однодомная монокарпическая пальма с подземным корневищем и многочисленными стеблями, образующая в период цветения огромное верхушечное метельчатое соцветие, конечные ветви которого напоминают початки кукурузы. На них в пазухах прицветников плотно расположены пары цветков - мужской и обоеполющий.

Большинство видов рода Каламус (*Calamus sp.*, рис. 419) распространённых в дождевых лесах Азии и Африки - лазящие лианы, известные под названием "ротанговые пальмы", достигающие в длину 150-180 м. Закрепление за опору осуществляется либо плетевидным

продолжением рахиса листа, либо хлыстовидными стерильными соцветиями, снабженными когтевидными шипами. Кроме того, трубчатые влагалища листьев усажены одиночными или скученными шипами и колючками. Виды рода - двудомные растения, образующие боковые соцветия, часто колючие, со стерильными колючими верхушками. Ротанги являются объектом промышленной заготовки для изготовления плетёной мебели, корзин, тростей, поясов и т.д.

Подсемейство Арековые (*Arecoideae*) отличается трубчатыми влагалищными, опадающими целиком редупликатными листьями, оставляющими на гладком стебле кольцевые рубцы. Цветки раздельнополые, реже обоеполые, одиночные, в вертикальных рядах, парах или триадах. Мужские цветки с 3-6 тычинками и рудиментом гинецея. Женские цветки с маленькими стаминодиями. Гинецей синкарпный из 3 плодолистиков. Плод обычно односемянный.

Одной из самых экономически важных в тропиках Старого Света является бетелевая пальма - Арека катеку (*Areca catechu*, рис. 420). Это изящная пальма высотой до 30 м и кроной перистых листьев образует односемянные плоды величиной с куриное яйцо, содержащие алкалоиды ареколин и арекоидин, а также таннины. Мелко нарезанные ломтики семян входят в состав бетелевой жвачки. Их заворачивают в листья бетеля (*Piper betle*) с добавлением плодов Гамбира (*Uncaria gambir*) и негашеной извести.

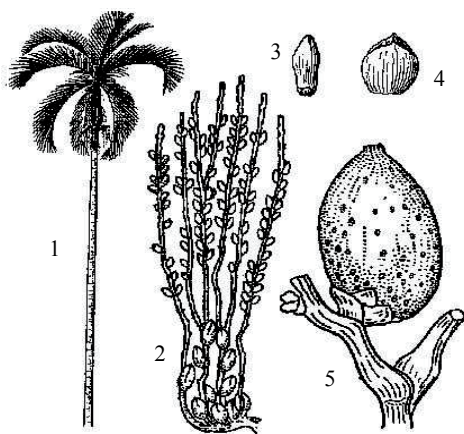


Рис. 420. *Areca catechu*.: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3-4 - мужской и женский цветки; 5 - плод

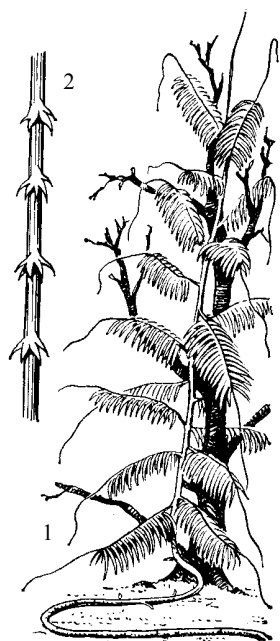


Рис. 419. *Calamus sp.*: 1 - внешний вид; 2 - когтевидные шипы на видоизменённом побеге

Эту жвачку употребляют миллионы жителей тропической Азии и Африки. При жевании полость рта и слюна окрашиваются в кроваво-красный цвет.

Подсемейство Кокосовые (*Cocosoideae*) представлено разнообразными жизненными формами - бесстебельными пальмами с ползучими корневищами, лазающими лианами, высокими древовидными растениями с одиночным стеблем или многостебельные, с перистыми листьями. Соцветие разветвленное или колосовидное, покрыто неоппадающим кроющим листом. Цветки обычно в триадах из двух мужских и

центрального женского цветка. Мужские цветки несут 6 тычинок и рудиментарный гинецей. Женские цветки крупнее мужских, со свободными или сросшимися стаминодиями. Гинецей синкарпный, из 3-7 плодолистиков. Плод 1-7 семянный, эндокарпий толстый, костяной, с 3 или более проростковыми порами.

Кокосовая пальма (*Cocos nucifera*, рис. 421) произрастает на океанических побережьях тропиков. Её плоды, называемые "кокосовыми орехами", на самом деле являются костянками с волокнистым мезокарпием толщиной от 2 до 15 см и твёрдым каменистым эндокарпием с 3 проростковыми порами. Эндосперм незрелого плода жидкий, содержит до 0,5 л прозрачной жидкости, в состав которой входят сахар и витамины. По мере созревания плода появляются капли масла и эндосперм становится эмульсией белого цвета ("кокосовое молоко"), затем густеет и превращается в белую мякоть. На островах Тихого океана Кокосовая пальма служит основным источником жизни населения. Высушенный эндосперм семян - копра - является источником кокосового масла, используемого в кулинарии, кондитерской промышленности, в производстве маргарина, лучших сортов мыла, косметики, свечей и т.д. Волокно мезокарпия - копр - материал для изготовления верёвок, канатов, циновок, ковров, щёток. Из твёрдого эндокарпия плодов делают посуду, пуговицы, гребни, музыкальные инструменты, украшения. Из сока, вытекающего при подсечке соцветий, получают пальмовый сахар, вино, спирт, уксус. Стволы применяют при постройке жилищ, изготовлении мебели, как топливо. Листья используются как кровельный материал, из них плетут корзины, шляпы, веера и т.п.

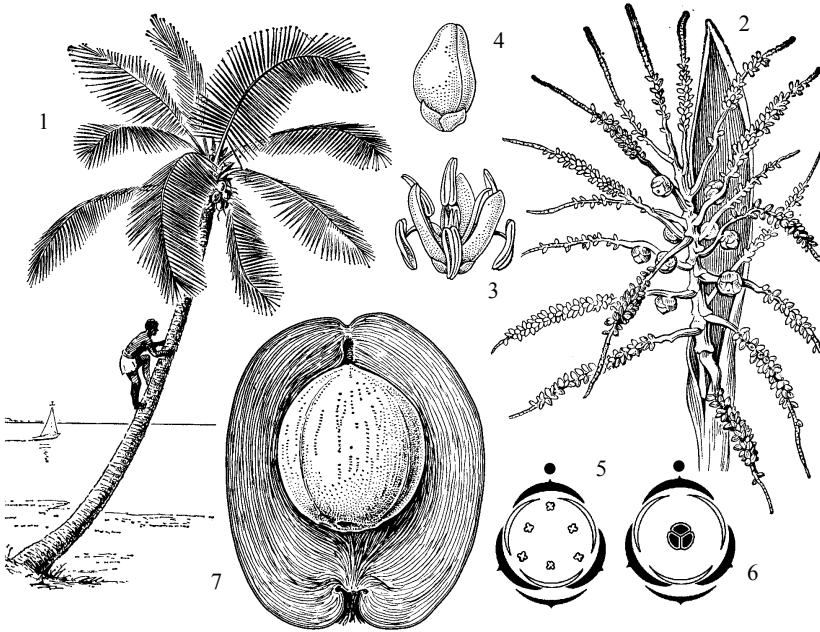


Рис. 421. *Cocos nucifera*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3-4 - мужской и женский цветки; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плод

Подсемейство Фителефантовые (*Phytelephantoideae*) - специализированная группа пальм, распространённых в Центральной и Южной Америке. Это короткостебельные двудомные растения с перистыми редуцированными листьями и диморфными соцветиями. Тычинок в мужских цветках неопределённое количество. Синкарпный гинецей состоит из 7-10 плодололистиков, плоды бородавчато-бугорчатые, собранные в крупную головку. Эндосперм семян по созреванию становится твёрдым, роговидным, известен под названием "растительная слоновая кость". Семена Фителефаса крупноплодного (*Phytelephas macrocarpa*, рис. 422) служат предметом экспорта. Из их эндосперма изготавливают пуговицы, игральные кости, украшения, шахматные фигуры, игрушки и т.д.

Пальмы - экономически очень важная группа растений, имеющая огромное значение в жизни человека, уступающая лишь злакам, а по разнообразию использования занимающая первое место.

Подкласс Ароиднородные - *Arididae*

Древняя группа растений, характеризующаяся большим морфологическим и экологическим разнообразием, включающая большое разнообразие травянистых и древовидных форм, среди которых много эпифитов и лиан. Включает 4 порядка: Циклантоцветные (*Cyclanthales*), Панданоцветные (*Pandanales*), Рогозоцветные (*Typhales*) и Аронникоцветные (*Arales*).

Порядок Циклантоцветные - *Cyclanthales*

Пальмовидные многолетние травы с коротким стеблем или подземными корневищами, реже тонкие полукустарниковые лианы. Листья очередные, спиральные или двурядные, с влагалищем, черешком и цельными веерными или двуллопастными или двураздельными пластинками. Цветки многочисленные, мелкие, сильно редуцированные, однополые, сидячие, собраны в простые пазушные густые початки,

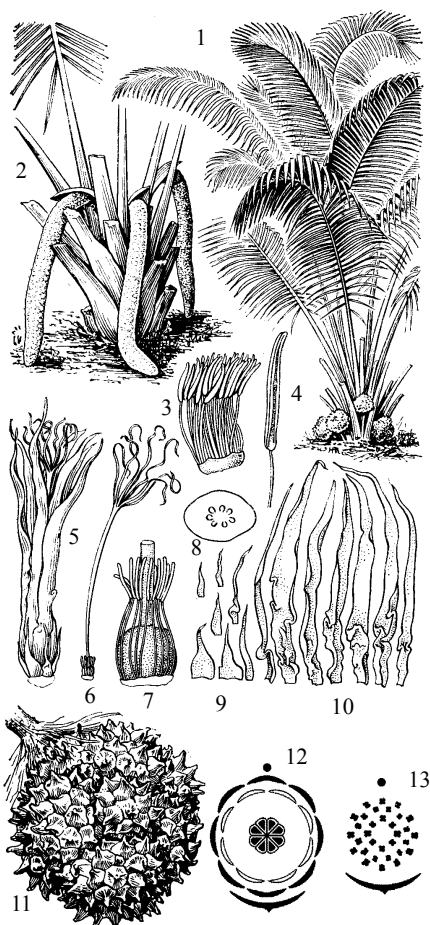


Рис. 422. *Phytelephas macrocarpa*: 1 - внешний вид; 2 - мужские соцветия; 3 - мужской цветок; 4 - тычинка; 5 - женский цветок; 6 - гинецей со стаминодиями; 7 - завязь; 8 - завязь в разрезе; 9 - чашелистики; 10 - лепестки; 11 - головка плодов; 12-13 - диаграммы женского и мужского цветков



Рис. 423. *Carludovicia palmata*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3 - схема расположения цветков в соцветии группами из 1 женского и 4 мужских; 4 - мужской цветок; 5 - женский цветок; 6 - молодой плод; 7 - продольный разрез завязи; 8 - семя; 9 - раскрывающееся соплодие; 10-11 - диаграммы женского и мужского цветков; 12 - проросток. *Cyclanthus bipartitus*: 13 - внешний вид; 14 - соцветие в мужской фазе цветения; 15 - молодое соплодие; 16 - оно же, вид сверху; 17 - разрез соплодия в женскую фазу цветения; 18 - часть женской мутовки; 19 - разрез соцветия в мужскую фазу цветения; 20 - зрелое соплодие; 21 - разрез через соплодие; 22 - семя

которые бывают в молодости окружены 2 или больше опадающими зелеными или лепестковидными покрывалами. Мужские и женские цветки сидят в одном соцветии и расположены или по спирали (и тогда женские цветки окружены мужскими), или же соцветие состоит из чередующихся мужских и женских мутовок. Мужские цветки без околоцветника или с симметричным или асимметричным простым или двойным околоцветником, часто редуцированным на одной стороне. Тычинок от 6 до 150, чаще 10-20, нити у основания сросшиеся. Женские цветки с простым околоцветником, состоящим из 4 свободных или сросшихся сегментов и 4 супротивных им стаминодиев, снабженных иногда рудиментарными пыльниками. Гинецей из 4 сросшихся плодolistиков, чередующихся со стаминодиями. Завязь свободная или погружена в ось

соцветия, одногнездная, с многочисленными семязачатками. Плоды многосемянные, ягодообразные, на ранних стадиях часто более или менее сросшиеся и образующие соплодие. Семена с маленьким или среднего размера зародышем и обильным эндоспермом, содержащим жирные масла и белки. Порядок монотипный.

Семейство Циклантовые (*Cyclanthaceae*) включает 11 родов и 180 видов, распространённых в Центральной и тропической Южной Америке и Вест-Индии. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

Наиболее известным представителем является Карлюдовика пальчатая (*Carludovica palmata*, рис. 423,1-12), растущая в Центральной Америке. Длинные цилиндрические початки с 3-4 кроющимися листьями по созреванию образуют сочное соплодие, изгибающееся вниз. Наружный слой, состоящий из одревесневших остатков околоцветника, высыхает и отщепляется как корка, обнажая сочную внутреннюю часть. Этот вид широко культивируется для изготовления так называемых панамских шляп, которые плетут из расщеплённых на узкие полоски листьев.

Уникальное строение соцветия имеет Циклантус двураздельный (*Cyclanthus bipartitus*, рис. 423,13-22). Из-за сильного срастания частей цветков в мутовках отдельные цветки неразличимы. Мужские цветки состоят из многочисленных тычинок, образующих двурядные кольцевые мутовки. Женские мутовки составлены двумя рядами плодолистиков, завязи которых срастаются, образуя общую круговую полость. По периферии каждого ряда плодолистиков расположена пластинка из слившихся стаминодиев. Соплодие по внешнему виду напоминает винт и по созревании свисает вниз, мутовки разрываются, образуя диски с многочисленными семенами, соскальзывающие с оси соплодия на землю.

Порядок Панданоцветные - *Pandanales*

Древовидные многолетние растения, иногда лианы, произрастающие большей частью на морских побережьях и на болотистых местах. Стебли простые или ложнодихотомически разветвленные, деревянистые. Высоко над землёй часто растут воздушные корни, и после отмирания нижней части стебля растение держится на этих корнях как на ходулях. Листья цельные, обычно узкие и длинные, жесткие, очередные. Соцветия - метельчатые или чаще густые початки, в молодости заключенные в кроющиеся листья, которые часто бывают ярко окрашены. Цветки однополые, двудомные, очень мелкие и многочисленные, сильно редуцированные, обычно лишенные прицветников и без околоцветника или иногда с рудиментарным коротким сростнолистным околоцветником. Мужские цветки в соцветии слабо отграничены друг от друга. Тычинки многочисленные, их нити свободные или часто сросшиеся. В мужских цветках иногда встречается очень маленький рудиментарный гинецей. Женские цветки иногда с маленькими стаминодиями, свободные или сросшиеся с соседними женскими цветками. Гинецей из многих (до 70 - 80) или нескольких плодолистиков, иногда псевдомономерный, с очень коротким столбиком или без столбика. Завязь верхняя, одногнездная. Плоды ягодообразные, образуют соплодия из 10-1000 плодов, чаще плоды представляют костянки, с 12-80 косточками в плоде. Семена довольно мелкие, с маленьким зародышем и обильным маслянистым или крахмалистым эндоспермом. Порядок монотипный.

Семейство Пандановые (*Pandanaceae*) насчитывает 3 рода и более 800 видов, распространённых в тропических областях Старого Света. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

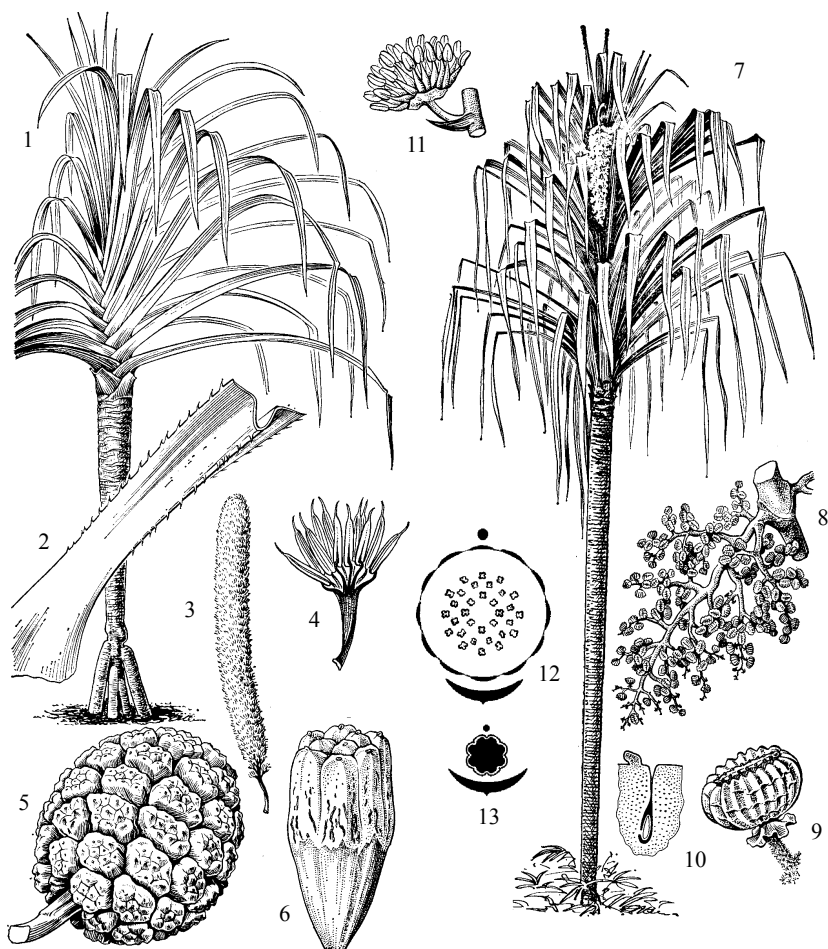


Рис. 424. *Pandanus furcatus*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент листа; 3 - мужской початок; 4 - колонка с тычинками; 5 - соплодие; 6 - фаланга из сросшихся костянок. *Sararanga sinuosa*: 7 - внешний вид; 8 - соцветие с плодами; 9 - плод; 10 - гнездо завязи с семязачатком; 11 - мужской цветок; 12-13 - диаграммы мужского и женского цветков

Наиболее разнообразен род Панданус (*Pandanus*), многие виды которого являются обитателями морских побережий, образуя труднопроходимые заросли. У некоторых представителей гинеец имеет примитивные черты строения: плодолистки в верхней части не срстаются, по их краям развивается диффузная рыльцевая поверхность с переплетающимися железистыми волосками. Пыльцевая трубка проходит через слой волосков в заполненную студенистым веществом полость над семязпочкой. Многие виды образуют ходульные корни, как например, Панданус вильчатый (*Pandanus furcatus*, рис. 424,1-6). Виды рода Сараранга (*Sararanga*) не имеют ходульных корней и не образуют зарослей. Самым крупным растением этого рода является Сараранга

глубоковеймчатая (*Sararanga sinuosa*, рис. 424,7-13), достигающая 20 м высоты.

Порядок Рогозоцветные - *Typhales*

Корневищные травы, произрастающие на влажных местообитаниях и в мелководье с симподиально ветвящимся ползучим корневищем, богатым крахмалом. Листья очередные, двурядные, с влагалищным основанием и продолговатой линейной пластинкой. Цветки однополые, однодомные, многочисленные, сидячие или почти сидячие, в густых колосках или шаровидных головках. Околоцветник из нескольких малозаметных пленчатых чешуек или многочисленных тонких щетинок. Тычинок 1-8, часто 3, нити свободные или сросшиеся у основания. Гинецей псевдомонотерный, но иногда встречаются гинецеи с 2 или 3 фертильными гнездами. Завязь верхняя. Плоды пирамидальные, нераскрывающиеся, костянообразные, с губчатым или редко мясистым экзокарпием и твердым роговидным эндокарпием, или плоды сухие, веретеновидные, при полном созревании раскрывающиеся. Порядок включает два семейства.

Семейство Ежеголовниковые (*Sparganiaceae*) представлено одним родом с 15 видами, широко распространенными во внетропических областях северного полушария. Цветки собраны в раздельнополые головки, которые, в свою очередь, образуют простое колосовидное или сложное метельчатое соцветие. Околоцветник из 3-6 свободных чешуй. Мужские цветки имеют 3 (реже 1-8) тычинки, женские также с тремя

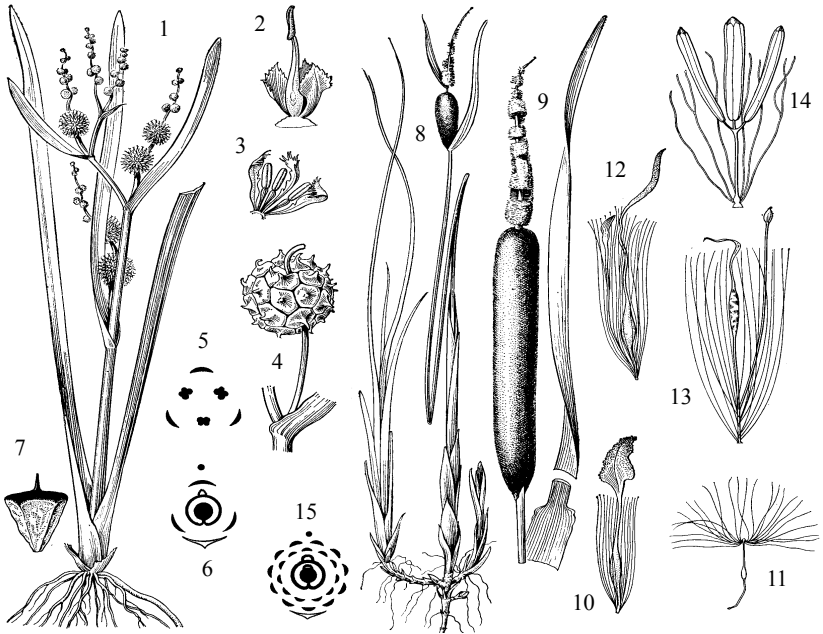


Рис. 425. *Sparganium erectum*: 1 - внешний вид; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - соплодие; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плод. *Typha minima*: 8 - внешний вид. *Typha latifolia*: 9 - соцветие; 10 - женский цветок; 11 - плод. *Typha angustifolia*: 12 - плодущий женский цветок; 13 - стерильный женский цветок; 14 - мужской цветок; 15 - диаграмма женского цветка

чешуями, сохраняющимися после цветения. Одним из широко распространённых видов этого семейства является Ежеголовник прямой (*Sparganium erectum*, рис. 425,1-7).

Семейство Рогозовые (*Typhaceae*) включает один род с 15 видами, распространёнными очень широко, но главным образом в Евразии и Северной Америке. Они характеризуются простыми прямостоячими стеблями с базальными листьями и с верхушечными соцветиями в виде початков. В верхней рыхлой части початка располагаются мужские цветки, состоящие из 3 тычинок, нити которых срастаются почти до пыльников. Женская часть початка плотная, содержит цветки трёх типов: плодущие с веретеновидной завязью, стерильные с цилиндрической завязью и неплодущие булавовидные цветки. Околоцветник женских цветков состоит из многочисленных длинных и тонких волосков. У многих видов имеются прицветники. Широко распространены в умеренных областях Рогоз малый (*Typha minima*, рис. 425,8), Рогоз широколистный (*Typha latifolia*, рис. 425,9-11) и Рогоз узколистный (*Typha angustifolia*, рис. 425,12-15).

Порядок Аронникоцветные - *Arales*

Наземные травы очень разных размеров и облика, нередко с более или менее деревянистым стеблем, иногда лианы и эпифиты, реже водные растения (плавающие или погруженные в воду). Листья прикорневые или стеблевые, очередные, спиральные, реже двурядные, в большинстве случаев черешковые с влагалищным основанием. Пластинки широкие, цельные или более или менее расчлененные, жилкование перистое, но у многих родов оно сетчатое. Цветки мелкие, многочисленные, собранные в соцветие - початок, покрытый более или менее развитым, часто яркоокрашенным покрывалом, обоеполые или однополые, двух-трёхчленные. Околоцветник в обоеполых цветках иногда очень яркий, из 6 или 4 сегментов, свободных или сросшихся, в 2 кругах (редко до 8 сегментов). В однополых цветках околоцветник отсутствует. Тычинок 6 или 4, в 2 кругах, или тычинок меньше (3-1), редко 8, супротивных сегментам околоцветника (когда он имеется), свободных или нередко соединенных в синандрии, которые иногда в свою очередь соединены друг с другом. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, иногда псевдомономерный, с очень коротким столбиком или рыльце сидячее. Завязь свободная или погруженная в ось соцветия, одногнездная или реже трёх-многогнездная. Плоды обычно ягодообразные, но иногда довольно сухие, нераскрывающиеся. Семена с относительно большим зародышем и маслянистым или иногда также крахмалистым эндоспермом, иногда без эндосперма.

Семейство Ароидные, или

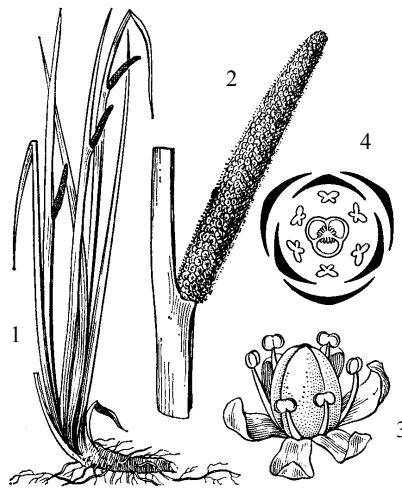


Рис. 426. *Acorus calamus*: 1 - внешний вид; 2 - початок; 3 - цветок; 4 - диаграмма цветка

Аронниковые (*Araceae*) насчитывает 110 родов и более 1800 видов, имеющих тропическое распространение с немногими видами в умеренных областях. Это травянистые растения с корневищами или клубнями, встречаются древовидные формы, лианы и эпифиты. Цветки собраны в соцветие початок, располагающиеся очень тесно, так что их не всегда можно разграничить. Цветение происходит в две фазы (протогиния), что препятствует самоопылению. Соцветие отличается большим разнообразием и является основным признаком деления семейства на подсемейства, которых насчитывается 9: Аирные (*Acoroideae*), Потосовые (*Pothoideae*), Монстеровые (*Monsteroideae*), Калловые (*Calloideae*), Лазиевые (*Lasioideae*), Филодендровые (*Philodendroideae*), Колоказиевые (*Calocasioideae*), Аронниковые (*Aroideae*) и Пистиевые (*Pistioideae*).

Подсемейство Аирные (*Acoroideae*) олиготипное (насчитывает 3 вида), характеризуется узкими бесчерешковыми листьями и примитивным соцветием, несущим только обоеполые цветки. Кроющий лист узкий, невзрачный, не прикрывает початок. Во внутропических областях Северного полушария широко распространён Аир обыкновенный (*Acorus calamus*, рис. 426), обитающий по берегам рек и озёр, на заболоченных местах. Цветок шестичленный, его диаграмма совпадает с диаграммой семейства *Liliaceae*. Плод - сухая ягода.

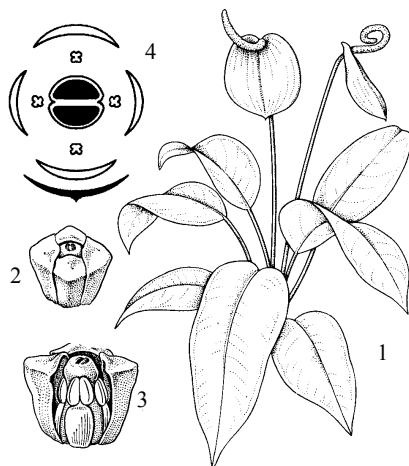


Рис. 427. *Anthurium scherzerianum*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - диаграмма цветка



Рис. 428. *Monstera deliciosa*

Подсемейство Потосовые (*Pothoideae*) представлено видами, распространёнными в тропиках. Самым крупным является неотропический род Антуриум (*Anthurium*), насчитывающий около 500 видов, обитающих в тропических лесах. Листья черешковые, разнообразной формы и рассечения. Соцветие с обоеполыми цветками и ярко окрашенным покрывалом. Околоцветник четырёхчленный, тычинок 4, завязь двугнёздная. Плоды - сочные ягоды. Антуриумы широко используются как декоративные растения, например, Антуриум Шерцера (*Anthurium scherzerianum*, рис. 427) с ярко окрашенным покрывалом распространён в оранжерейной и комнатной культуре.

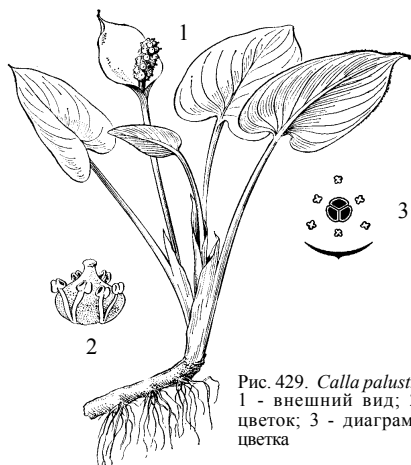


Рис. 429. *Calla palustris*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка

Подсемейство Монстеровые (*Monsteroideae*) включает корнелазяющие растения, обитающие в тропических дождевых лесах (более 160 видов). Соцветие закрыто покрывалом, открывающимся во время цветения. Цветки обоеполые, без околоцветника. Тычинок 6. Плоды - сочные ягоды, тесно расположенные на початке. Широко культивируется Монстера деликатесная (*Monstera deliciosa*, рис. 428), привлекающая внимание не только крупными продырявленными листьями, но и сочными съедобными плодами, употребляемыми в пищу при достижении полной зрелости

(недозрелые плоды содержат большое количество трихосклеридов и рафид, обжигающих полость рта).

Подсемейство Калловые (*Calloideae*) - олиготипное, насчитывает 4 рода и 5 видов, распространённых в умеренной зоне северного полушария. Это корневищные травы с простыми цельнокрайными листьями и обоеполыми цветками с околоцветником. В отличие от предыдущих подсемейств Калловые имеют членистые млечники. Лишь у относящегося к монотипному роду Белокрыльника болотного (*Calla palustris*, рис. 429) цветок без околоцветника, с шестичленным андроцеом. Плоды интенсивно красные, семена мелкие, с развитой воздухоносной тканью, распространяются водой и не теряют плавучести несколько месяцев.

Подсемейство Лазиевые (*Lasioideae*) насчитывает около 15 родов и 150 видов тропических гигрофильных трав, нередко больших размеров, с корневищами или клубнями. Цветки обоеполые и раздельнополые, 2-3 членные, обоеполые обычно с околоцветником. Тычинок 4-6, гинецей из 2-5 плодолистиков, завязь одногнёздная. Наибольший интерес представляет Аморфофаллюс гигантский (*Amorphophallus titanus*, рис. 430), обитающий в тропических дождевых лесах

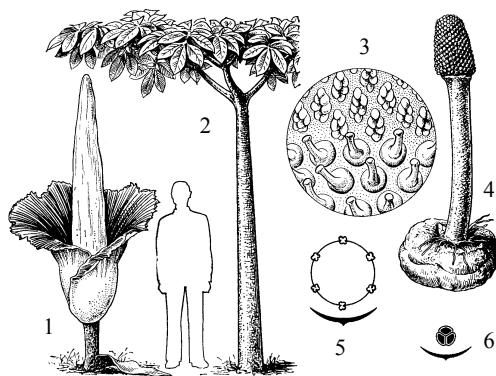


Рис. 430. *Amorphophallus titanus*: 1 - стадия цветения (соцветие); 2- вегетативная стадия (лист); 3- фрагмент соцветия в переходной зоне между женскими и мужскими цветками; 4 - растение в стадии плодоношения; 5-6- диаграммы мужского и женского цветков

Западной Суматры. В период цветения над землёй возвышается огромное соцветие, значительно превышающее рост человека, покрытое крупным гофрированным покрывалом. Верхняя часть початка стерильна, достигает полутора метров длины, в нижней части оси располагаются женские цветки, над ними - до 5 тысяч мужских. Соцветие издаёт зловонный запах. После образования плодов появляется единственный лист со сложноперистой пластинкой, достигающий 2-5 м в высоту. В подземной части находится крупный клубень, который с каждой генерацией увеличивается (известен 5-метровый черешок и 40 килограммовый клубень).

Подсемейство Филодендровые (*Philodendroideae*) включает 15 родов и более 500 видов преимущественно лазящих растений, распространённых в тропиках. Цветки раздельнополюе, без околоцветника. Тычинок обычно 4, сросшихся в синандрий. Гинецей из 2-14 плодолистиков, плод - сочная ягода. Покрывало толстое, мясистое, свёрнутое в трубку, с перетяжкой. Выше женских цветков, в области перетяжки, располагается зона стерильных мужских цветков. Верхняя часть початка занята мужскими цветками,

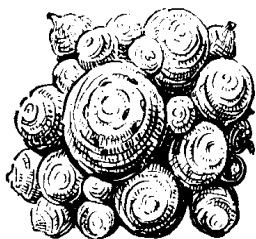


Рис. 432. *Calocasia antiquorum*: клубни

тычинки которых имеют сильно разросшийся связник, тесно располагаются в цветке, так что границы между ними и между самими цветками неразличимы. При цветении тычинки сдавливаются и из пыльников выступает пыльца, склеенная в липкие ленты. Многие виды разводятся как декоративные растения, как, например, южноамериканский Филодендрон бородавчатый (*Philodendron verrucosum*, рис. 431).

Подсемейство Калоказиевые (*Calocasioideae*) представлено крупными травами с короткими стеблями и мощными клубнями или корневищами, насчитывает 15 родов и около 150 видов, распространённых в тропиках. Покрывало с перетяжкой, в этой области на початке располагаются стерильные мужские цветки. Такие же цветки занимают верхушку соцветия, между этими двумя стерильными зонами располагаются фертильные мужские цветки, состоящие из сросшихся в синандрии тычинок. Женские цветки с одногнездной завязью занимают нижнюю часть соцветия. Важное пищевое значение имеет Калоказия

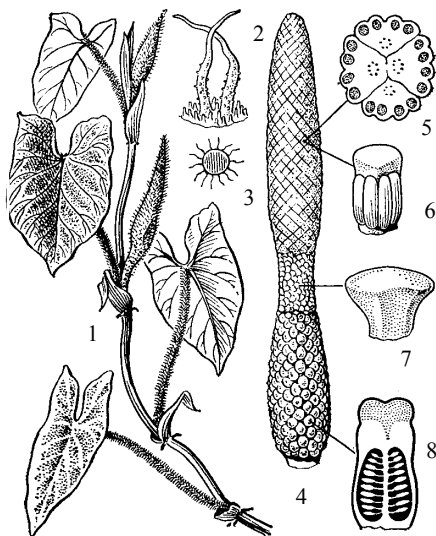


Рис. 431. *Philodendron verrucosum*: 1 - внешний вид; 2 - волоски на черешках листьев; 3 - черешок листа в разрезе; 4 - початок; 5 - поперечный разрез мужского цветка; 6 - тычинка; 7 - стерильный цветок; 8 - продольный разрез завязи

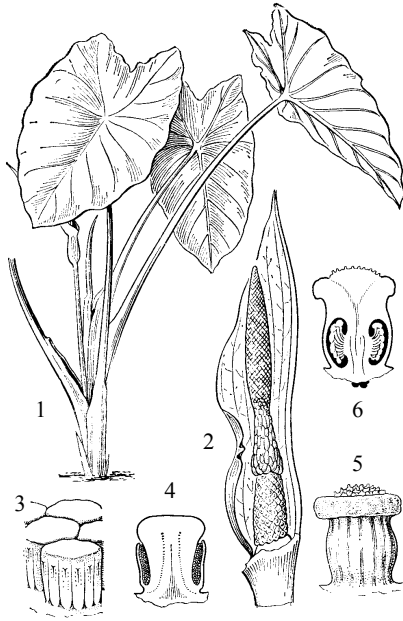


Рис. 433. *Xanthosoma sagittifolia*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3 - мужские цветки; 4 - продольный разрез синандрия; 5 - гинецей; 6 - продольный разрез завязи

нижней части располагаются женские цветки, затем идёт зона стерильных цветков, видоизменённых в волоски, далее зона мужских цветков и верхняя часть соцветия переходит в стерильный придаток, служащий для привлечения насекомых-опылителей. Некоторые виды подсемейства заходят в умеренные зоны. Например, широко распространённый в лесах Аронник пятнистый (*Arum maculatum*, рис. 434).

Подсемейство Пистиевые (*Pistioideae*) представлено всего одним видом - Пистия телорезовидная (*Pistia stratiotes*, рис. 435, 1-7), распространённым в тропиках. Это водное плавающее растение, широко известное в аквариумной культуре. Соцветие небольшое, до 2 см длины. В нижней части початка находится единственный женский цветок, отделяемый неполной перетяжкой покрывала от 2-8 мужских цветков со сросшимися в синандрии тычинками. Пистия очень быстро размножается вегетативно с помощью столонов, на концах которых возникают новые особи.

Семейство Рясковые (*Lemnaceae*) включает 6

древняя (*Calocasia antiquorum*, рис. 432), клубни которой известны под названием "таро", ради которых это растение возделывают уже более 2000 лет, известно большое количество сортов. Таро используют также, как и клубни картофеля. Не менее важное экономическое значение имеет Ксантосома стрелолистная (*Xanthosoma sagittifolium*, рис. 433), известная под названием "маланга", клубневидные корневища и надземные части которого употребляются в пищу.

Подсемейство Аронниковые (*Aroideae*) насчитывает 30 родов и около 200 видов, распространённых преимущественно в тропических и субтропических зонах. Это небольшие прямостоячие наземные травы с клубнями или корневищами. Цветки

раздельнополые, голые, тычинки свободные или в си-нандриях, завязь од-ногнёздная. Покрывало с перетяж-кой. Со-цветие име-ет сложное строение: в

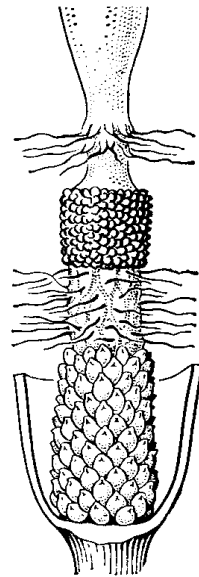


Рис. 434. *Arum maculatum*: соцветие (покрывало удалено)

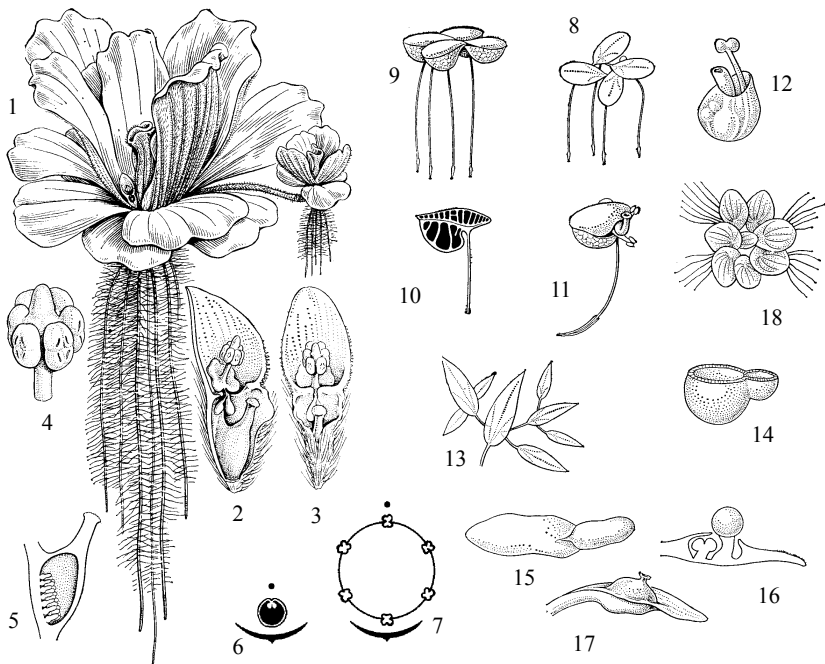


Рис. 435. *Pistia stratiotes*: 1 - внешний вид; 2-3 - соцветие; 4 - мужской цветок; 5 - гинецей в разрезе; 6-7 - диаграммы женского и мужского цветков. *Lemna minor*: 8 - внешний вид. *Lemna gibba*: 9 - внешний вид; 10 - разрез листца; 11 - цветущий листец; 12 - соцветие. *Lemna trisulca*: 13 - внешний вид. *Wolffia arrhiza*: 14 - внешний вид. *Wolffiella lingulata*: 15 - выход дочернего листца; 16 - соцветие в разрезе; 17 - плод. *Spirodella polyrhiza*: 18 - внешний вид

родов и около 30 видов водных плавающих растений, имеющих космополитное распространение. Это самые маленькие цветковые растения, величина которых не превышает 1 см. Вегетативное тело напоминает плавающий лист или слоевище, представляющее собой не дифференцированный на стебель и лист побег - листец. Соцветия до крайности редуцированные, включенные первоначально в рудиментарное пленчатое покрывало или же без покрывала и состоят из 1-2 мужских и 1 женского цветка. Околоцветник отсутствует, мужские цветки состоят из 1 тычинки, женский помещается между мужскими, гинецей псевдомонотерный. Плод мешочкообразный, содержит от 1 до 6 семян. Широко распространенными видами являются: Ряска малая (*Lemna minor*, рис. 435,8), Ряска горбатая (*Lemna gibba*, рис. 435,9-12), Ряска тройчатая (*Lemna trisulca*, рис. 435,13), Многокоренник обыкновенный (*Spirodella polyrhiza*, рис. 435,18), Вольфия бескорневая (*Wolffia arrhiza*, рис. 435,14), Вольфиелла языковидная (*Wolffiella lingulata*, рис. 435,15-17).

Подкласс *Arecidae* в своём происхождении, по мнению многих систематиков, связан с *Liliidae* и через них с *Magnoliidae*. Об этом свидетельствует наличие у некоторых представителей примитивных признаков - древесных жизненных форм, неопределённости частей цветка, апокарпности гинецея. Однако есть и другая точка зрения на происхождение *Arecidae*: в системах Г. Галлира, Н.И. Кузнецова, Н.А. Буша и др. Арециды связываются с *Piperales*. Эволюция цветка в этой группе

порядков идет в направлении редукции околоцветника и перехода к однополости, а также совершенствовании соцветия - початка. Этот признак является одним из сближающих Арециды с Перечноцветными. Непосредственная генетическая связь между слагающими подкласс порядками может быть представлена как происхождение их от общего предка.

Филогенетические отношения в классе *Piperopsida* представлены на рисунке 436. Внутри класса выделяются три филогенетические линии, соответствующие рангу подклассов. Наиболее древней и обособленной группой являются *Piperidae*. Две другие группы - *Arecidae* и *Arididae* - более близки в родственном отношении и имеют общее происхождение.

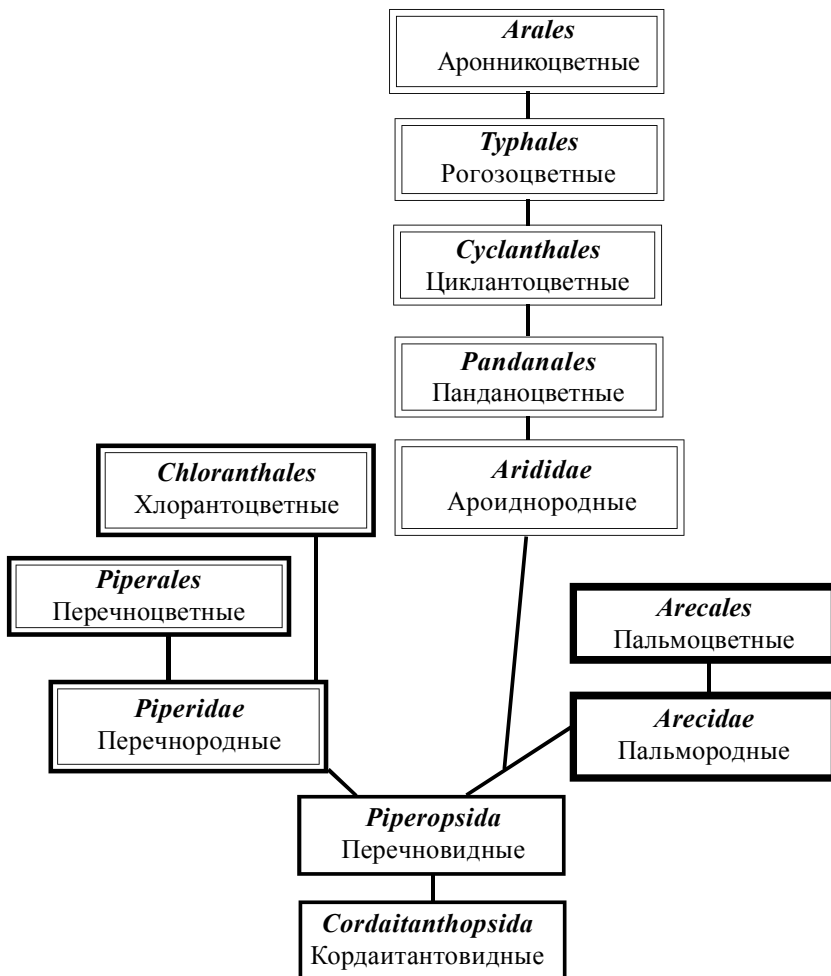


Рис. 436. Схема филогенетических отношений Перечновидных - *Piperopsida*

В целом отдел Плаунообразные (*Lycopodiophyta*) представляет собой отдельную филогенетическую группу высших растений, в которой на уровне споровых растений (особенно равноспоровых) прослеживаются черты микрофильной эволюционной линии. Общим объединяющим признаком является стробилиарность генеративных структур, хорошо выраженная на уровнях голосеменных растений и трансформированная у покрытосеменных. Что касается последних, то этот признак более или менее выражен у примитивных таксонов, но постепенно исчезает, и эта трансформация хорошо прослеживается через ряд переходных форм.

Филогенетические отношения в отделе *Lycopodiophyta* приведены на рисунке 437.

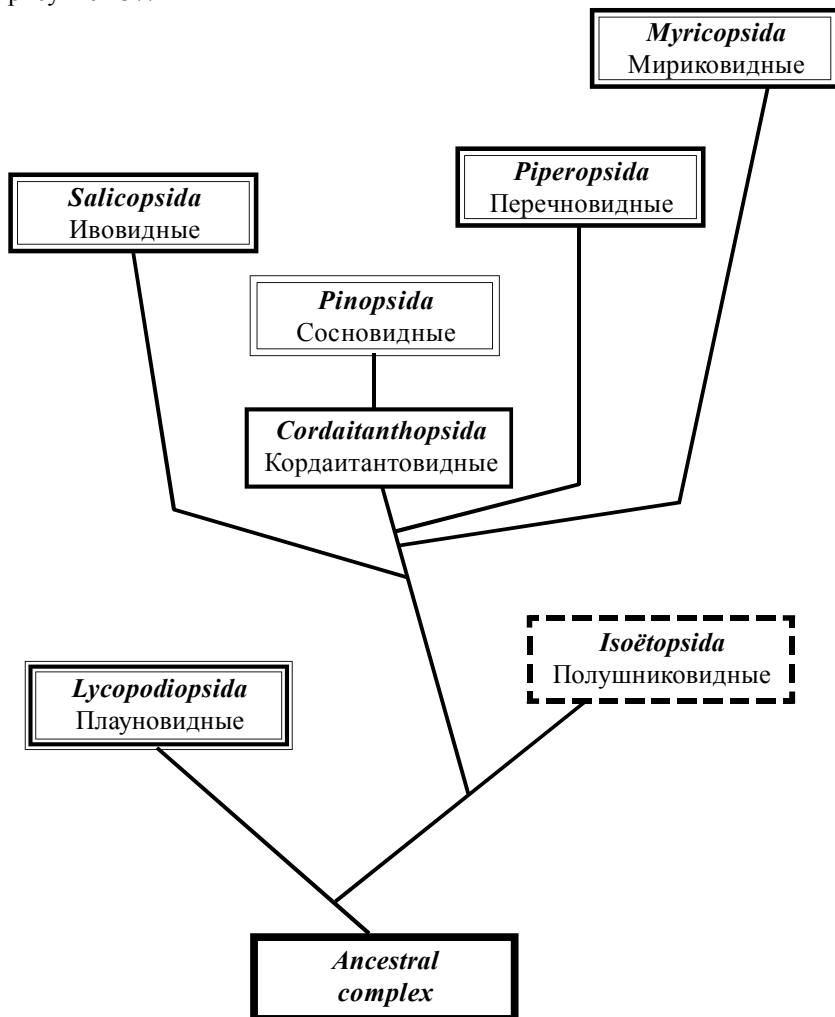


Рис. 437. Схема филогенетических отношений в отделе Плаунообразных - *Lycopodiophyta*

Литература

1. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. – Л.: Наука, 1990. –204 с.
2. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Л.: Наука, 1986. –392 с.
3. Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. – Новосибирск: Наука, 1984. –159 с.
4. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы. – М.: Издательский центр «Академия», 2006. –320 с.
5. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. – М.: Издательский центр «Академия», 2006. –320 с.
6. Ботаника. Курс альгологии и микологии / под. ред. проф. Ю.Т. Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. –559 с.
7. Буш Н.А. Общий курс ботаники. Морфология и систематика растений. – Москва-Петроград: Государственное издательство, 1924. – 264 с.
8. Буш Н.А. Курс систематики высших растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1940. – 553 с.
9. Вакар Б.А. Введение в филогению растительного мира. – Минск: Изд-во “Вышшая школа”, 1973. –212 с.
10. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. – М.: Просвещение, 1988. –480 с.
11. Величко И.М. Когда и как возникли растения. – Киев: Наукова думка, 1989. –157 с.
12. Веттштейн Р. Руководство по систематике растений. Высшие растения. – М.: Издание М. и С. Сабашниковых, 1912. – 510 с.
13. Гоби Х.Я. Обзорение систем растений // Ботанические записки Scripta botanica, XXX, 1916, III-XIV – 63 с.
14. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. –407 с.
15. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х т. Т. 1. – М.: Мир, 1990. –368 с.
16. Гроссгейм А.А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений // Советская ботаника, № 3, 1945. – С. 1-27.
17. Гроссгейм А.А., Сахокия М.Ф. Обзор новейших систем цветковых растений. – Тбилиси: Мецниереба, 1966. XIV. –198 с.
18. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших, или наземных, растений. – М.: Изд-во «Академия», 2000. –432 с.
19. Жизнь растений: В 6 т. Т 1 / Под ред. Н.А. Красильникова и А.А. Уранова. – М.: Просвещение, 1974. –487 с.
20. Жизнь растений: В 6 т. Т 3 / Под ред. Ал.А. Федорова. – М.: Просвещение, 1977. –487 с.
21. Жизнь растений: В 6 т. Т 4 / Под ред. Ал.А. Федорова. – М.: Просвещение, 1978. –447 с.
22. Жизнь растений: В 6 т. Т 5(1) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1980. –430 с.
23. Жизнь растений: В 6 т. Т 5(2) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. –512 с.
24. Жизнь растений: В 6 т. Т 6 / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1982. –543 с.
25. Захаров Б.П. Трансформационная типологическая систематика. –

- М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. –164 с.
26. Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. – Киев: Наукова думка, 1972. –315 с.
27. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть I. Споровые архегониаты (2-е издание). – Ставрополь, 1996. –94 с.
28. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть II. Голосеменные (2-е издание). – Ставрополь, 1997. –72 с.
29. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть III. Покрытосеменные двудольные. – Ставрополь, 1996. –220 с.
30. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть IV. Покрытосеменные однодольные. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2000. –111 с.
31. Иванов А.Л. Эволюция и филогения растений. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2003. –292 с.
32. Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: Изд-во АЗБУКА, 2004. –226 с.
33. Карпун Ю.Н. Эволюция высших растений. – Сочи, 1998. –19 с.
34. Карпун Ю.Н. Эволюция семенных растений. – Сочи, 2001. –77 с.
35. Козо-Полянский Б.М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. – Воронеж: «Природа и культура», 1922. –167 с.
36. Козо-Полянский Б.М. Способы изображения эволюционной системы растений // Ботанический журнал, 1949. № 3. –С. 245-252.
37. Козо-Полянский Б.М. Курс систематики высших растений. – Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1965. –407 с.
38. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. Систематика растений. – М.: Просвещение, 1975. –608 с.
39. Комаров В.Л. Происхождение растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. –190 с.
40. Корчагина И.А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2001. –696 с.
41. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука, 1977. – 256 с.
42. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М.: Наука, 1989. –264 с.
43. Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. – Ленинград-Москва-Грозный-Новосибирск: Горно-геолого-нефтяное изд-во, 1934. –414 с.
44. Кузнецов Н.Н. Введение в систематику цветковых растений. – Л.: ОГИЗ, 1936. –465 с.
45. Культиасов И.М., Павлов В.Н. История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений: Учебно-методическое пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1972. –107 с.
46. Курс низших растений / Под ред. М.В. Горленко. – М.: Высшая школа, 1981. –504 с.
47. Левина Р.Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. –М.: Просвещение, 1964. –66 с.
48. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
49. Мейер К.И. Курс морфологии и систематики высших растений. Часть I. Vgrophyta. – Л.: Гос. изд-во, 1924. –202 с.
50. Мейер К.И. Происхождение наземной растительности. – М.-Л.: Гос. изд-во биологической и медицинской литературы, 1937. –140 с.

51. Мейер К.И. Морфогения высших растений. – М.: Изд-во МГУ, 1958. –225 с.
52. Мейен С.В. Следы трав индейских. – М.: Мысль, 1981. –159 с.
53. Мейен С.В. Происхождение главных групп высших растений // Актуальные проблемы биологической науки. – М.: Просвещение, 1984. – С. 128-164.
54. Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. – М.: Наука, 1990. –287 с.
55. Петров Ю.Е. Эволюция циклов развития у водорослей: Комаровские чтения, XXXV. – Л.: Наука, 1986. –61 с.
56. Письякува В.В. Элементы морфологической эволюции растений. – Л.: 1980. –77 с.
57. Письякува В.В. Элементы морфологической эволюции растений. Половое размножение и эволюция цикла развития высших споровых растений. – Л.: 1981. –69 с.
58. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн. Современная ботаника: В 2-х т. Т. 1. – М.: Мир, 1990. –348 с.
59. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн. Современная ботаника: В 2-х т. Т. 2. – М.: Мир, 1990. –344 с.
60. Репродуктивные структуры голосеменных / Под ред. А.А. Яценко-Хмелевского. – Л.: Наука, 1982. –104 с.
61. Скворцов А.К. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. –293 с.
62. Старостин Б.А. Филогенетика растений и её развитие. – М.: Наука, 1970. –187 с.
63. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. –215 с.
64. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. –611с.
65. Тахтаджян А.Л. Система Магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. –439 с.
66. Терехин Э.С. Семья и семенное размножение. – СПб.: Мир и семья-95, 1996. –377 с.
67. Тимонин А.К. Ботаника: в 4 т. Т. 3. Высшие растения. – М.: Издательский центр «Академия», 2007. –352 с.
68. Тимонин А.К., Филин В.Р. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: в 2 кн. Книга 1. – М.: Издательский центр «Академия», 2009. –320 с.
69. Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: в 2 кн. Книга 2. – М.: Издательский центр «Академия», 2009. –352 с.
70. Тихомиров В.Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений // Проблемы филогении растений. – М.: Труды МОИП, 1965. Т. 13. –С. 175-189.
71. Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. – Киев: Изд-во АН УССР, 1962. –253 с.
72. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. – Л.: Наука, 1975. –352 с.
73. Шостаковский С.А. Систематика высших растений. – М.: Высшая школа, 1971. –352 с.
74. Angiosperm Phylogeny Group (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society. – London, 2009, T. 161, № 2. – P. 105-121.
75. Arber E.A., Parkin J. On the origin of Angiosperms // Journ. Linnean

- Soc. Bot., 1907. Vol. 38. –P. 29-80.
76. Bessey C. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. 2, 1915. – P. 109-164.
77. Candolle Aug. et Alph., de. Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. – Parisiis, 1823-1873. – 3701 p.
78. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. – London: Nelson, 1968. – 168 p.
79. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. – New York, 1981. –1262 p.
80. Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants // Brittonia, Vol. 34, No. 2 (Apr. - Jun., 1982), New York Botanical Garden Press. – P. 268-270.
81. Hallier H. Provisional sheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants // New Phytol., 4, 1905. – P. 151-162.
82. Hennig W. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. –170 p.
83. Hutchinson J. Evolution and Phylogeny of Flowering Plants. Dicotyledons: Facts and Theory. – London-New York, 1969. –670 p.
84. Jussieu A.L. Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales Disposita. – Parisiis, 1789. –214 p.
85. Linnaeus C. Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas. Tomus 1. – Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. –754 p.; Tomus 2. – Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. –673 p.
86. Linnaeus C. Sistema Vegetabilium. – Goettingenae, 1774. –334 p
87. Rendle A.B. The classification of flowering plants. Volume II. Dicotyledons. – London: Cambridge University Press, 1956. –640 p.
88. Takhtajan A. Die Evolution der Angiospermen. – Jena, 1959. –378 s.
89. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. – New-York: Columbia univ. press, 1997. –634 p.
90. Thorne R.F. The classifications and geography of the monocotyledon subclasses *Alismatidae*, *Liliadae* and *Commelinidae* // Plans Systematic for the 21-st century. – London: Portland press, 1999. – P. 75-124.
91. Thorne R.F. The classifications and geography of the flowering plants: Dicotyledons of the class *Angiospermae* // Bot. rev, 2000. – P. 441-647.
92. Urania Pflanzenreich. Niedere Phlanzen. Urania-Verlag. – Leipzig-Jena-Berlin, 1974. –501 p.
93. Urania Pflanzenreich. Hohere Phlanzen 1. Urania-Verlag. – Leipzig-Jena-Berlin, 1971. –510 p.
94. Urania Pflanzenreich. Hohere Phlanzen 2. Urania-Verlag. – Leipzig-Jena-Berlin, 1973. –518 p.
95. Wettstein R. Handbuch der systematischen Botanik. – Leipzig und Wien: Franz Deuticke, 1924. –994 s.
96. Zimmermann W. Die Phylogenie der Angiospermen Blütenstende // Beih. Bot. Cbl., 1935. Bd. 53. –S. 95-121.
97. Zimmermann W. Die Telomtheorie. – Stuttgart: Fischer, 1965. –379 p.

**Алфавитный указатель латинских названий таксонов
(семейство, род, вид)
Index nominum latinorum
(familia, genus, species)**

- Abies 269
Abies alba 269
Abies nordmanniana 268*,269
Acantholimon 326,327*
Acetabularia 164,173*
Acorus calamus 348*,349
Actinastrium hantzschii 178*,179
Agathis 262,267,268
Agathis australis 268
Agathis macrostachys 267*
Aglaozonia 128,129*
Agrostemma githago 323*
Aizoaceae 315
Alaria 131,132*
Alnus 293
Alnus glutinosa 293,294*
Amaranthaceae 311
Amaranthus retroflexus 311*,312
Amorphophallus titanus 350*
Anabaena variabilis 82*
Anabasis aphylla 315*
Anagallis arvensis 328*
Andreaea 217
Andreaea rupestris 216*,217
Anthoceros 228
Anthoceros fusiformis 229
Anthoceros laevis 230*,231
Anthocerotaceae 231
Anthurium 349
Anthurium scherzerianum 349*
Aphanochoete polychaete 184*
Araceae 349
Araucaria 262,267
Araucaria araucana 266*,267
Araucaria bidwillii 263,266*,267
Araucariaceae 267
Areca catechu 341*
Arecaceae 335
Arenaria musciformis 320
Arenga pinnata 339
Arum maculatum 352*
Ascophyllum 87
Asterionella 113*
Asteroxylon 244,245*
Atriplex 312
Azteca muelleri 304
Bacillaria 115*
Balanopaceae 299
Balanops sparsiflora 298*,299
Bangia 67
Barragwanathia longifolia 246*
Batrachospermum 92*
Bergeranthus scapiger 316*
Beta 314
Beta vulgaris 313*,314
Betula 293,294
Betula pendula 294,295*
Betulaceae 293
Biddulphia granulata 112,113*
Blastophaga psenes 301
Boehmeria nivea 305*,306
Bombyx mori 302
Botrychium 239
Botrychium lunaria 240*,241
Botrychium paradoxum 240*
Botrydiopsis eriensis 119,120*
Botrydium granulatum 121,122*
Brosimus alicastrum 301*,302
Bryaceae 225
Bryopsis 174*
Bryopsis halimienae 175
Buxbaumia aphylla 223*
Cactaceae 317
Calamus 340,341*
Calla palustris 350*
Calligonum 308
Calligonum caput-medusae 308,309*
Calobrium 211*
Calocasia antiquorum 351,352*
Calypogeia 212*,213
Calypogeiaceae 212
Cannabaceae 302
Cannabis 302
Cannabis sativa 303*,304
Caria 292
Caria alba 292*
Cariota urens 338*,339
Carludovica palmata 344*,345
Carpinus caucasica 295*
Caryophyllaceae 320
Castanea 298
Castanea sativa 296*,298
Caulerpa 174

Caulerpa prolifera 174*
Cecropia adenopus 304*
 Cecropiaceae 304
Cedrus deodara 271*
Celtis 300
Celtis caucasica 300*,301
Cephaleuros 164
Cephaleuros minimus 170*
 Cephalotaxaceae 280
Cephalotaxus drupacea 281*
Cerastium alpinum 320
Ceratium 151,152*
Ceratium cornutum 151,152*
Ceratocarpus arenarius 313*,314
Cereus 319
Cereus flagelliformis 319*
Cereus giganteus 319*
Chaetoceros 112*
Chaetoceros curvatus 149*
Chaetoceros heterovalvatus 110*
Chaetophora 183*
Chaetosphaeridium 187*
Chamaerops humilis 337*
Chamaesiphon 80*
Chantransia 92
Chara 164,203*
Chara aculeolata 199*
Chara braunii 197*
Chara canescens 199*,202*
Chara contraria 199*
Chara fragilis 197*,199*
Chara gymnopitis 197*
Chara hispida 197*
Chara rudis 199*
Chara vulgaris 197*
Characiopsis 120*
Cheirolepis munsteri 266*
 Chenopodiaceae 312
Chenopodium 312
Chenopodium urbicum 312,313*
Chilomonas 138*,139
Chlamidomonas 164,180*
 Chloranthaceae 335
Chloranthus 335
Chloranthus japonicus 335*
Chlorarachnion reptans 161*
Chlorella 164,176*
Chlorocardion pleurochloron 118*
Chlorococcum 180
Chlorokybus atmophyticus 188*
Chosenia 284
Chosenia arbutifolia 286,288*
Chrisamoeba radians 100*
Chrisidiastrum catenatum 100*
Chromulina 101
Chromulina rosanoffii 101*
Chroomonas 138*
Chroomonas acuta 137*,139
Chrysochromulina ericina 144*
Chrysochromulina pringsheimii 144*
Chrysochromulina 144*
Cladophora 172*
Cladophora glomerata 172
Closterium 192,193*,194
Cocciganthe flos-cuculi 323,324*
Coccolithus pelagicus 144,145*
Coccoloba 310
Coccoloba unifera 310*
Cocconeis 114*
Cocos nucifera 342*
Codium 175
Codium tomentosum 175*
Coleochaete 195*,196
Colobanthus quitensis 320
Compsopogon 89,90*,93
Comptonia 291
Comptonia peregrina 291*
Conchocelis rosea 91
Convoluta 166
Cooksonia 234*
Corallina 93*
Cordaitanthus concinuus 260*
Cordaitanthus laevis 259*,260
Corethron hystrix 149*
 Corylaceae 294
Corylus avellana 295*
Coscinodiscus 112*
Cosmarium 195*,196
Cryptomeria japonica 275,277*
Cryptomonas 136*,138*,139
Cunninghamia lanceolata 275,277*
 Cupressaceae 276
Cupressus 277
Cupressus sempervirens 277,279*
Cutleria 128
Cyanidium caldarium 88*
 Cyclamen 327
Cyclamen abchasicum 328*
Cyclamen persicum 328
 Cyclanthaceae 345
Cyclanthus bipartitus 344*,345
Cyclotella 111*
Dasycladus clavaeformis 172*,173
Dendroceros 229
Derbesia neglecta 174*,175
Dermocarpa 80*
Dermonema 87
Desmidium swartzii 194*
Dianthus 323
Dianthus superbus 324*

Dicranaceae 223
 Dicranum 223
 Dicranum fuscescens 223*224
 Dictyocha fibula 104*
 Dictyota dichotoma 129*,130*
 Dinobryon 100*
 Dinophysis 146
 Diphasium 248,249*
 Discosphaera thomsonii 145*
 Dorstenia 302
 Dorstenia contrajerva 302*
 Draparnaldia 183*
 Drepanophycus 244,245*
 Dunaliella 164,180,182
 Durinskia baltica 146
 Ectocarpus 126*,127
 Engelhardia rigida 292,293*
 Enteromorpha 164,169*
 Entophyalis 81*
 Epithemia 115*
 Equisetum 5
 Equisetum arvense 5
 Ernestiodendron 264*,265
 Eudorina 181
 Eudorina elegans 181*
 Euglena 154*
 Euglena viridis 158?159*
 Eutreptia 158*
 Fagaceae 296
 Fagopyrum 308
 Fagopyrum sagittatum 308,309*
 Fagus 296
 Fagus orientalis 296,297*
 Faucaria 317
 Faucaria tigrina 317*
 Ficus 301
 Ficus carica 300*,301
 Fritschiella tuberosa 183,184*
 Fucus 124,132*,133
 Funaria 224
 Funaria hygrometrica 224*
 Funariaceae 224
 Fontinalis 205
 Garrya 287
 Garrya elliptica 287,288*
 Garryaceae 287
 Gigartina 87
 Gleocapsa 80*
 Gloeochloris planctonica 119*
 Gliptolepis 265*
 Golenkinia radiata 178*
 Gomphrena 312*
 Gonatozygon 191
 Gonatozygon aculeatum 191*
 Gonatozygon brebissonii 191*
 Gonatozygon kinhanii 191*
 Gonatozygon monotaenium 191
 Goniochloris mutica 120*
 Goniolimon bessenianum 326*
 Goniomonas 138*,139
 Goniotrichium 88*,93
 Gonium 181
 Goniim pectorale 181*
 Gonyaulax 151,152*
 Gosslingia 244*
 Gymnodinium 152*
 Gymnodinium chlorophorum 146
 Halocnemum strobilaceum 313*,314
 Hapalosiphon 82
 Hapalosiphon fontinalis 82,83*
 Haplomitrium 210,211*
 Hedeia 236*
 Heliopsis mutabilis 101*
 Helminthogloea ramosa 119*
 Helminthostachys 239,241
 Helminthostachys zeylanica 241*
 Hemiaria glabra 321*
 Heteropedia polychloris 121,122*
 Hibberdia magna 101,102*
 Horneophyton lignieri 231,232*
 Houttuynia cordata 334*
 Humulus 302
 Humulus lupulus 302,303*
 Huperzia 248,258
 Huperzia selago 248*
 Hydrodictyon reticulatum 179*
 Hydrurus foetidus 102*
 Hymenophyllum 206,207*
 Hypnaceae 226
 Isoetes 254,
 Juglandaceae 291
 Juglans 291
 Juglans regia 292*
 Juniperus 277
 Juniperus communis 262
 Juniperus oblonga 278,279*
 Juniperus sabina 278,279*
 Karenia 146
 Karlodinium 146
 Kaulangiophyton akantha 244,245*
 Klebsormidium 189*
 Koenigia 307
 Koenigia islandica 307*
 Laminaria 130,131*
 Laportea gigas 305
 Laportea urentissima 305
 Larix 269,270
 Larix sibirica 262,270*
 Lebachia 265
 Lebachia piniformis 264*,265

Lebachiaceae 265
 Lemanea 91*
 Lemna gibba 353*
 Lemna minor 353*
 Lemna trisulca 353*
 Lepidocarpon 252,254*
 Lepidodendraceae 251
 Lepidodendron 251,252*,253*
 Lepidodinium viride 146
 Leuchtenbergia principis 320,321*
 Limonium vulgare 326,327*
 Lithops 316*
 Lodoicea maldivica 337,338*
 Lycopodium 246
 Lycopodium annotinum 247,248*
 Lycopodium clavatum 247*
 Lyonophyton 232,233*
 Lysimachia nummularia 329,330*
 Macrocystis 131,132*
 Mallomonas denticulata 103*
 Mammillaria 320
 Marchantia polymorpha 208,209*
 Megaceros 228,229
 Melandrium album 323,324*
 Melocactus communis 320*
 Mesostigma 187,188*
 Metasequoia gliptostroboides 274,276*
 Metroxylon sagu 340*
 Metzgeria 210*
 Metzgeriaceae 210
 Miadesmia 251,252*
 Miadesmia membranacea 252*
 Microcystis 80*
 Mixochloris sphagnicola 119*
 Mniium 217*
 Mniium affine 219*
 Monstera deliciosa 349*,350
 Morus 301
 Morus alba 301*,302
 Moraceae 301
 Mougeotia 191,192*
 Muehlenbeckia 308,310
 Muehlenbeckia platyclada 310*
 Myrica gale 290*
 Myricaceae 290
 Myxochrysis paradoxa 101*
 Nathorstiana 254,256*
 Navicula 114*
 Nelumbo 4
 Nelumbo nucifera 4
 Nematium 92*
 Nereocystis luetkeana 131,132*
 Natrium 190*
 Neuroloma 217
 Nipa fruticans 339*
 Nitella mucronata 202*,203
 Nitzschia 115*
 Noctiluca 150
 Noctiluca militaris 152*,153
 Nostoc 78,79,82, 229
 Nostoc commune 81*
 Nostoc punctiforme 81*,82
 Notothylaceae 231
 Notothylas 231
 Notothylas orbicularis 231*
 Ochromonas 99*
 Oedogonium 184,185*
 Ophioglossum 239
 Ophioglossum vulgatum 239*
 Opuntia tuna 318,319*
 Oscillatoria 81
 Oscillatoria limosa 81*
 Oscillatoria limnetica 76
 Oscillatoria princeps 81*
 Oscillatoria sancta 81*
 Ostrea carpinifolia 295,296*
 Padina pavonia 130*
 Palmaria palmata 94*
 Pandanaceae 345
 Pandanus 346
 Pandanus furcatus 346*
 Pandorina 181
 Pandorina morum 181*,182
 Parasitaxus 279
 Parasitaxus ustus 279,280*
 Parodia 320
 Parodia microsperma 321*
 Paronychia cephalotes 321*
 Pavlova 141,142*
 Pediatrum simplex 178*,179
 Peltia epiphylla 209,210*
 Pelliaceae 209
 Peperomia 332,333
 Peperomia obtusifolia 333*
 Peranema 158*
 Pereskia grandiflora 318*
 Peridinium 151,152*
 Petalomonas steinii 158*
 Phacus 159,160*
 Phacus arnoldii 160*
 Phacus longicauda 160*
 Phacus monilatus 160*
 Phacus orbiculatus 160*
 Phaeocystis globosa 142,143*
 Philodendron verrucosum 351*
 Phoenix 337
 Phoenix dactylifera 337*
 Phyllocladus 280
 Phyllocladus aspleniifolius 280,281*
 Phylloglossum 246,258

Phylloglossum drummondii 256*
 Phyllosiphon 164
 Phytelephas macrocarpa 343*
 Picea 269
 Picea abies 269*,270
 Picea orientalis 269*
 Picea pungens 269*,270
 Pilinia maritima 184*
 Pinaceae 268
 Pinnularia 114*
 Pinus 269,271
 Pinus longaeva 261
 Pinus pumila 271
 Pinus sibirica 271*,272
 Pinus sylvestris 262,272,273*
 Piper 332
 Piper betle 333,341
 Piper nigrum 332,333*
 Piperaceae 332
 Pistia stratiotes 352,353*
 Platoma 92,93*
 Platycaria strobilacea 292*
 Platycladus 276
 Platycladus orientalis 276,278*
 Pleuromeia 254,255*
 Plumbaginaceae 325
 Podocarpus 279
 Podocarpus macrophyllus 279,280*
 Polyeder 179*
 Polygonaceae 307
 Polygonum 308
 Polygonum amphibium 308,309*
 Polygonum bistorta 308,309*
 Polygonum diospyrifolium 308,309*
 Polygonum lapathifolium 308,309*
 Polysiphonia 87,94,95*
 Polysiphonia lanosa 87
 Polytrichum 220
 Polytrichum commune
 219*,220*,222*,223
 Pontosphaera huxlei 145*
 Populus 284
 Populus alba 284,287*
 Populus nigra 284,287*
 Populus tremula 284,286*
 Porphyra 87,90*
 Porphyridium 88*,93
 Prasiola stipitata 177*
 Primula 328
 Primula amoena 329*
 Primulaceae 327
 Protolpidodendron 245*
 Protopteridinium conicum 149*
 Protopteridinium spinulosum 149*
 Prototheca 164
 Prynnesium 143*
 Pseudolarix 270
 Pseudolarix kaempferi 270*
 Pseudostaurastrum hastatum 120*
 Pseudotsuga 272
 Pseudotsuga menziesii 272,274*
 Psilotum 236
 Psilotum nudum 237*
 Pterosperma 166,167*
 Pterostegia 307,310
 Pterostegia drymarioides 306*,307
 Ptilium 226
 Ptilium crista-castrensis 225*,226
 Pyramimonas 166*
 Quercus 296
 Quercus robur 297*,298
 Radula 212,213*
 Radulaceae 212
 Rhabdosphaera claviger 145*
 Rheum 307
 Rheum officinale 307*
 Rhipsalis 320*
 Rhizochloris stigmatica 118*
 Rhodochaete 89*,93
 Rhodomonas 138*
 Rhynia 234
 Rhynia gwynne-vaughanii 234?235*
 Rhynia major 234?235*
 Riccia glauca 207,208*
 Rivularia coadunata 82*
 Rivularia planctonica 82*
 Rumex 307
 Rumex obtusifolius 307,308*
 Sagina procumbens 323*
 Salicaceae 284
 Salicornia europaea 313*,314
 Salix 283,284,286,287
 Salix herbacea 284,286*
 Salix caprea 284,285*
 Salsola 315
 Salsola ruthenica 315*
 Samolus 328
 Samolus valerandi 328,329*
 Saponaria officinalis 324
 Sararanga 346
 Sararanga sinuosa 346*,347
 Sarcobatus vermiculatus 314*
 Sargassum 133*
 Saururaceae 333
 Saururus cernuus 334*
 Sawdonia ornata 244,245*
 Scenedesmus 178
 Scenedesmus quadricauda, 178*
 Scleranthus 321
 Scleranthus annuus 322*

Selaginella 250
 Selaginella helvetica 250*,251*
 Selaginella selaginelloides 250*
 Sequoia sempervirens 261,274,275*
 Sequoiadendron giganteum
 261,274,275*
 Sigillaria 252,255*
 Sigillariaceae 252
 Silene 323
 Silene dichotoma 323,324*
 Siphonocladus 171*
 Sparganiaceae 347
 Sparganium erectum 347*,348
 Sperguia vulgaris 322*
 Sphacelaria 127*
 Sphaerocarpus 207*
 Sphaeroplea 179,180*
 Sphagnum 213,214*
 Sphagnum palustre 214*
 Sphagnum squarrosum 214*,215*
 Spirodela polyrhiza 353*
 Spirogyra 191,192*
 Spirotaenia 190,191*
 Spirulina 79,81
 Spirulina jenneri 81*
 Spirulina major 81*
 Splachnaceae 225
 Splachnum 225
 Splachnum rubrum 224* 225
 Staurostrum 195*,196
 Stellaria decumbens 320
 Stellaria media 322*
 Stephanopyxis 112*
 Stigonema 82
 Stigonema informe 82,83*
 Stylites 254
 Stylites andicola 257*
 Synura 103*
 Tabellaria 113*
 Taxaceae 281
 Taxodiaceae 272
 Taxodium distichum 275,277*
 Taxus 281
 Taxus baccata 281,282*
 Tetraedriella gigas 120*
 Tetraselmis 166,167*
 Tetrastrum triacanthum 178*,179
 Thuja 267
 Thuja occidentalis 267,278*
 Thujopsis 276
 Thujopsis dolabrata 276,278
 Tmesipteris 236
 Tmesipteris tannensis 237,238*
 Trachelomonas 159,160*
 Trebouxia 164,176*
 Trentepohlia 170*
 Tribonema viride 120,121*
 Trichocolea tomentella 212*
 Trichodiadema 317
 Trichodiadema densum 317*
 Triplaris 310,311*
 Tsuga 272
 Tsuga canadensis 272,274*
 Typha angustifolia 347*,348
 Typha latifolia 347*,348
 Typha minima 347*,348
 Typhaceae 348
 Ulmaceae 300
 Ulmus campestris 299*,300
 Ulothrix 168
 Ulothrix flaccida 168
 Ulothrix zonata 168*
 Ulva 164
 Ulva viridis 169*
 Uncaria gambir 341
 Urtica 305
 Urtica dioica 305*
 Urticaceae 305
 Valonia 171*
 Valonia ventricosa
 Vaucheria 117
 Vaucheria terrestris 122,123*
 Voltzia 265*
 Voltziaceae 265
 Volvox aureus 182*
 Wolffia arrhyza 353*
 Wolffia linguata 353*
 Xanthosoma sagittifolium 352*
 Yarravia 236*
 Yarravia oblonga 236*
 Yarravia subsphaerica 236*
 Zosterophyllum 243,244*
 Zygnema 191,192*

**Алфавитный указатель русских названий таксонов
(семейство, род , вид)
Index nominum rossicorum
(familia, genus, species)**

- Агатис 267,268
 Агатис крупноколосковый 267*
 Агатис южный 268
 Аглаозония 128, 129*
 Аир обыкновенный 348*,349
 Айзооновые 315
 Акантолимон 326,327*
 Актинаструм 178*,179
 Алария 131,132*
 Аморфофаллос гигантский 350*
 Анабазис безлистный 315*
 Анабена 82
 Андрея скальная 216*,217
 Антоцерос 228
 Антоцерот гладкий 23*,231
 Антоцеротовые 231
 Антуриум 349
 Антуриум Шерцера 349*
 Араукариевые 267
 Араукария 267
 Араукария Бидвилла 266*,267
 Араукария чилийская 266*,267
 Арека катеху 341*
 Арековые 335
 Аренга перистая 339
 Ароидные 348
 Аронник пятнистый 352*
 Аронниковые 349
 Астерионелла 113*
 Астероксилон 241,244,245*,256
 Афанохета полихетовая 184*
 Ацетабулярия 173*
 Баланоповые 299
 Баланопс редкоцветковый 298*,299
 Барагванатия 246
 Баранец 248,258
 Баранец обыкновенный 248*
 Батрахоспермум 92*
 Бациллярия 115*
 Белокрыльник болотный 350*
 Бергерантус стрелконосный 316*
 Берёза 293,294
 Берёза повислая 294,295*
 Берёзовые 293
 Биддульфия 112,113*
 Бластиофага 301
 Блефаростома 212*
 Ботридиописис эрийский 119,120*
 Ботридиум зернистый 121,122*
 Бриевые 225
 Бриопсис 174*
 Бросимус напитокковый 301*,302
 Бук 296
 Бук восточный 296,297*
 Буковые 296
 Буксбаумия безлистная 223*
 Валония 171*
 Валония вздутая
 Вербейник 329
 Вербейник монетный 329,330*
 Водяная сеточка обыкновенная 179*
 Вольвокс золотистый 182*
 Вольтциевые 265
 Вольфия 265*
 Вольфиелла языковидная 353*
 Вольфия бескормовая 353*
 Вошерия наземная 122,123*
 Гамбир 341
 Гапломитриум 210,211*
 Гарриевые 287
 Гаррия 287
 Гаррия эллиптическая 287,288*
 Гвоздика 323
 Гвоздика пышная 324*
 Гвоздичные 320
 Гедея 236*
 Гельминтоглея ветвистая 119*
 Гетеропедия многоцветная 121,122*
 Гиббердия большая 101,102*
 Гидрурус вонючий 102*
 Гиения 241
 Гименофитума 296,207*
 Гимнодиниум 152*
 Гипновые 226
 Глеокапса 80*
 Глеохлорис планктонный 119*
 Глиптолепис 265*
 Голенкиния 178*
 Головчатотис костянковый 281*
 Головчатотисовые 280
 Гомфрена 312*
 Гонатозигон 191

Гониоулак 151
 Гониолимон Бессера 326*
 Гониомонас 138*,139
 Гониотрихиум 88*
 Гониум 181
 Гониум пекторальный 181*
 Горец 308
 Горец земноводный 308,309*
 Горец змеиный 308,309*
 Горец лопатолистный 308,309*
 Горец мушмулолистный 308,309*
 Горицвет кукушкин 323,324*
 Горнеофитон Линье 231,232*
 Госслингя 241,244*
 Граб кавказский 295*
 Гречиха 308
 Гречиха обыкновенная 308,309*
 Гречишные 307
 Гроздовник 239,240
 Гроздовник парадоксальный 240*
 Гроздовник полулунный 240*,241
 Грыжник гладкий 321*
 Дазикладус булавовидный 172*,173
 Дендроцерос 229
 Дермокарпа 80*
 Десмидиум 194*
 Джужгун 308
 Джужгун голова медузы 308,309*
 Дивала 321
 Дивала однолетняя 322*
 Дикрановые 223
 Дикранум 223
 Дикранум буроватый 223*224
 Диктиота дихотомическая 129*
 Диктиоха 104*
 Динобрион 100*
 Дифазий 248,258
 Дорстения 302
 Дорстения противоядная 302*
 Драпарнальдия 183*
 Дрёма белая 323,324*
 Дрепанофикус 241
 Дрепанофикус 244,245*,256,258
 Дуб 296
 Дуб сильный 297*,298
 Дюналиелла 182
 Ежеголовник прямой 347*,348
 Ежеголовниковые 347
 Ель 269
 Ель восточная 269*
 Ель колючая (голубая) 269,270
 Ель обыкновенная 269*, 270
 Звездчатка средняя 322*
 Звездчатка стелющаяся 320
 Зигнема 191,192*
 Зостерофиллум 241,243,244*
 Ива 283,284
 Ива козья 284,285*
 Ива травянистая 284,286*
 Ильм полевой 299*,300
 Ильмовые 300
 Инжир 300*,301
 Кактусовые 317
 Каламус 340,341*
 Калипогеевые 212
 Калипогея 213
 Калобриум 211*
 Калоказия древняя 351*,352
 Кариота жгучая 338*,339
 Кария 292
 Кария белая 292*
 Каркас 300
 Каркас кавказский 300*,301
 Карлюдовика пальчатая 344*,345
 Каулангиофитон 256
 Каулангиофитон безиглый 244,245*
 Каулерпа 174
 Каулерпа прорастающая 174*
 Каштан 298
 Каштан посевной 296*,298
 Кедр гималайский 271*
 Кенигия 307
 Кенигия исландская 307*
 Кермек обыкновенный 326,327*
 Кипарис 277
 Кипарис вечнозеленый 277,279*
 Кипарисовые 276
 Кладофора 172*
 Кладофора сборная 172
 Клебсормидиум 189*
 Клостериума 192,193*,194
 Кодиум 175
 Кодиум войлочный 175*
 Кокколит пелагический 144,145*
 Кокколоба 310
 Кокколоба ягодоносная 310*
 Кокконеис 114*
 Кокосовая пальма 342*
 Колеохете 196*
 Колобантус Кито 320
 Компсопогон 89,90*
 Комптония 291
 Комптония иноземная 291*
 Коноплевые 302
 Конопля 302
 Конопля посевная 303*,304
 Конхоцелис розовый 91
 Кораллина 93*
 Кордаитантус гладкий 260

Космариум 196
 Косцинодискус 112*
 Крапива 305
 Крапива двудомная 305*
 Крапивные 305
 Криптомерия японская 275,277*
 Криptomonас 138*,139
 Ксантосома стрелолистная 352*
 Куколь обыкновенный 323*
 Куксония 234*
 Кукушкин лён обыкновенный 222*,223
 Куннингамия ланцетовидная 275,277*
 Кутлерия 128
 Ламинария 130,131*
 Лапортея гигантская 305
 Лапортея сильножучая 305
 Лебахиевые 265
 Лебахия 265
 Лебахия сосновидная 264*,265
 Лебеда 312
 Лежениа 212*
 Лейоколея 212*
 Леманея 91*
 Лепидодендрон 251,252*
 Лепидодендроновые 251
 Лепидозия 212*
 Лепидокарпон 252,254*
 Лехтенбергия 320,321*
 Лещина обыкновенная 295*
 Лещиновые 294
 Лжелиственница 270
 Лжелиственница Кемпфера 270*
 Лжетсуга 272
 Лжетсуга Мензиса 272,274*
 Лионофитон 232,233*
 Лиственница 262,269,270
 Лиственница сибирская 270*
 Литопс 316*
 Лотос 4
 Лотос орехоносный 4
 Макроцистис 131,132*
 Малломонас 103
 Маммиллярия 320
 Маревые 312
 Маршанция многообразная 208,209*
 Марь 312
 Марь городская 312,313*
 Мегацерос 228
 Мезостигма 187,188*
 Мелокактус обыкновенный 320*
 Метасеквойя глиптостробусовая 274,276*
 Метцгериевые 210
 Метцгерия 210*
 Миадесмия 251,252*
 Микроцистис 80*
 Миксохлорис сфагновый 119*
 Миксохризис 101*
 Мирика болотная 290*
 Мириковые 290
 Многокоренник обыкновенный 353*
 Можжевельник 277
 Можжевельник казачий 278,279*
 Можжевельник обыкновенный 262
 Можжевельник продолговатый 278,279*
 Монстера деликатесная 349*,350
 Мужоция 191,192*,193*
 Мшанка лежачая 323*
 Мыльнянка аптечная 324
 Мюленбекия 308
 Мюленбекия плоскоцветочная 310*
 Навикула 114*
 Натгорстиана 254,256*
 Немалион 92*
 Нереоцистис Лютке 131,132*
 Нетриум 190*
 Нипа кустистая 339*
 Нителла 202*,203
 Нитцшиа 115*
 Нототилас 231
 Нототилас округлый 231*
 Нототиловые 231
 Ночецветка вооружённая 152,153*
 Ольха 293
 Ольха клейкая 294*
 Опунция 318,319*
 Орех 291
 Орех грецкий 292*
 Ореховые 291
 Осциллятория 81
 Охромонас 99*
 Очный цвет полевой 328*
 Павлова 141,142*
 Падина павлинья 130*
 Пальмарии 94*
 Пальмовые 335
 Пандановые 345
 Панданус 346
 Панданус вильчатый 346*
 Пандорина 181
 Пандорина морум 181*,182
 Паразитакус 279
 Паразитакус опаленный 79,280*

Пародия 320
 Паронихия головчатая 321*
 Педиаструм 178*,179
 Пеллиевые 209
 Пеллия эпифильная 209,210*
 Пеперомия 332,333
 Пеперомия туполистная 333*
 Перанема 158*
 Первоцвет 328
 Первоцвет приятный 329*
 Первоцветные 327
 Переския 318*
 Перец 332
 Перец бетель 333,341
 Перец чёрный 332,333*
 Перечные 332
 Перидиниум 151
 Песчанка моховидная 320
 Петаломонас Штейна 158*
 Пилиния морская 184*
 Пиннулярия 107*,114*
 Пирамимонас 166*
 Пистия телорезовидная 352,253*
 Пихта 269
 Пихта белая 269
 Пихта Нордманна 268*,269
 Платикария шишконосная 292*
 Платома 92,93*
 Плаун 246
 Плаун булавовидный 247*
 Плаун годичный 247,248*
 Плевромейя 254,255*
 Подокарп 279
 Подокарп крупнолистный 279,280*
 Полисифония 94,95*
 Полиэдер 179*
 Полушник 254,
 Полюмбаговые 325
 Порфира 90*
 Порфиридиум 88*
 Празилола 177*
 Примнезиум 143*
 Протолепидодендрон 245*,256,258
 Псилот 237
 Псилот голый 237*
 Псилофитон 241
 Птеросперма 166,167*
 Птеростегия 307*
 Птилиум 226
 Птилиум страусово перо 225*,226
 Радула 212,213*
 Радуовые 212
 Рами 305*,306
 Ревень 307
 Ревень аптечный 307*
 Ризохлорис глазковый 118*
 Риния 234
 Риния большая 234,235*
 Риния Гвин-Вогана 234,235*
 Рипсалис 320*
 Риччия сизая 207,208*
 Рогач песчаный 313*,314
 Рогоз малый 347*,348
 Рогоз узколистный 347*,348
 Рогоз широколистный 347*,348
 Рогозовые 348
 Родомонас 138*
 Родохете 89*
 Ряска горбатая 353*
 Ряска малая 353*
 Ряска тройчатая 353*
 Савруровые 333
 Саврурус 334*
 Саговая пальма 340*
 Сараранга 346
 Сараранга глубоковымчатая 346*,347
 Саргассум 133*
 Саркобатус червелистный 314*
 Сарсазан шишковатый 313*,314
 Свекла 314
 Свекла обыкновенная 313*,314
 Северница 328
 Северница Валеранда 328,329*
 Сейшельская пальма 337,338*
 Секвойя вечнозеленая 261,274,275*
 Секвойядендрон гигантский 261,274,275*
 Селагинелла 250
 Селагинелла плаунковая 250*
 Селагинелла швейцарская 250*
 Сигилляриевые 252
 Сигиллярия 252,255*
 Синура 103*
 Сифонокладус 171*
 Скапания 212*
 Смолёвка 323
 Смолёвка вильчатая 323,324*
 Содония 256
 Содония украшенная 244,245*
 Солерос европейский 313*,314
 Солянка 315
 Солянка русская 315*
 Сосна 269,271
 Сосна долговечная 261
 Сосна низкая 271
 Сосна обыкновенная 262,272,273*
 Сосна сибирская 271*,272

Сосновые 268
 Спирогира 191,192*,193*
 Спиротения 190,191*
 Спирулина 82
 Сплахновые 225
 Сплахнум 225
 Сплахнум красный 224*,225
 Стаураструм 196
 Стефанописис 112*
 Стилитес 254,255,
 Сфагнум 213,214*
 Сфацелария 127*
 Сферокарпус 207*
 Сфероплея 179,180*
 Сценедесмус 178
 Сценедесмус четырёххвостный
 178*
 Табеллярия 113*
 Таксодиевые 272
 Таксодиум двурядный 275,277*
 Тетрасельмис 166,167*
 Тетраструм 178*,179
 Тис 281
 Тис 281,282*
 Тисовые 281
 Тмезиптерис таннинский 237,238*
 Тополь 283,284
 Тополь белый 284,287*
 Тополь дрожащий 284,286*
 Тополь чёрный 284,287*
 Торица обыкновенная 322*
 Трахеломонас 159,160*
 Требукия 176*
 Трентеполия 170*
 Трибонема зелёная 120,121*
 Триплярис 310
 Триходиадема 317
 Триходиадема густая 317*
 Трихоколея 213
 Тсуга 272
 Тсуга канадская 272,274*
 Туевик 276
 Туевик долотовидный 276,278*
 Тутовые 301
 Тутовый шелкопряд 302
 Туя 276
 Туя западная 276,278*
 Ужовник 239
 Ужовник обыкновенный 239
 Улотрикс опоясанный 168*
 Ульва зелёная 169*
 Факус 159,160*
 Фаукария 317
 Фаукария тигриная 317*
 Феникс 337
 Феоцистис 142
 Фикус 301
 Филлоглоссум 246,258
 Филлоглоссум Друммонда 246*
 Филлокладус 280
 Филлокладус асплениевый
 280,281*
 Филодендрон бородавчатый 351*
 Финиковая пальма 337*
 Фителефас крупноплодный 343*
 Фричиелла клубненосная 183,184*
 Фукус 133*
 Фунариевые 224
 Фунария 224
 Фунария гигрометрическая 224*
 Хамеропс низкий 337*
 Хамесифон 80*
 Хапалосифон 82
 Хара 196*,197*,223*
 Харациопсис 120*
 Хвощ 5
 Хвощ полевой 5
 Хейролепис Мюнстера 266*
 Хетофора 183*
 Хетоцерос 112*
 Хиломонас 138*,139
 Хламидомонада 180*
 Хлорантовые 335
 Хлорантовые 335
 Хлорантус 335
 Хлорантус японский 335*
 Хлорарахнион ползучий 161*
 Хлорелла 176*
 Хлорокибус 188*
 Хлорокордион зеленобокий 118*
 Хмелеграб обыкновенный
 295,296*
 Хмель 302
 Хмель обыкновенный 302,303*
 Хризамёба лучистая 100*
 Хризохромулина 143
 Хромулина 101
 Хромулина Розанова 101*
 Хроомонас 138*
 Хуттония сердцевидная 334*
 Цекропиевые 304
 Цекропия железистая 304*
 Цератиум 151
 Цереус 319
 Цереус гигантский 319*
 Цереус плетевидный 319*
 Цефалеурос 170*
 Цианидиум 88*
 Цикламен 327
 Цикламен абхазский 328*

Цикламен персидский 328	Щирицевые 311
Циклантовые 345	Эвгена зелёная 158,159*
Циклантус двураздельный 344*,345	Эвдорина 181
Циклотелла 111*	Эвдорина элегантная 181*
Червеколосьник 239,241	Эвтрепция 158*
Червеколосьник цейлонский 241*	Эдогоним 184,185*
Чозения 284,286	Эктокарпус 127
Чозения арбутолистная 286,288*	Энгельхардия жёсткая 292,293*
Шантрансия 92	Энтероморфа 168*
Шелковица 301	Энтофизалис 80*
Шелковица белая 301*,302	Эпитемия 115*
Щавель 307	Эрнестодиендрона 264*,265
Щавель туполистный 307,308*	Ярравия 236*
Щирица запрокинутая 311*,312	Ясколка альпийская 320

Содержание

Предисловие автора	3
Введение	4
Обзор систем растений	6
Методы систематики растений	29
Система взглядов, принятых в настоящем издании	35
Общая характеристика растений	58
Царство Растения - <i>Plantae</i>	76
Подцарство Сине-Зелёные растения - <i>Cyanoplantae</i>	76
Отдел Сине-Зелёные водоросли - <i>Cyanophyta</i>	76
Класс Хроококковидные - <i>Chroococcopsida</i>	79
Класс Хамесифоновидные - <i>Chamaesiphonopsida</i>	80
Класс Гормогониевидные - <i>Hormogoniopsida</i>	80
Порядок Осцилляториеподобные - <i>Oscillatoriales</i>	81
Порядок Ностокоподобные - <i>Nostocales</i>	81
Порядок Стигонемоподобные - <i>Stigonematales</i>	82
Подцарство Красные растения - <i>Rhodoplantae</i>	84
Отдел Красные водоросли - <i>Rhodophyta</i>	84
Класс Цианидиевидные - <i>Cyanidiopsida</i>	88
Порядок Цианидиеподобные - <i>Cyanidiales</i>	88
Класс Роделловидные - <i>Rhodellopsida</i>	88
Порядок Порфиридиеподобные - <i>Porphyridiales</i>	88
Порядок Гониотрихоподобные - <i>Goniotrichales</i>	88
Класс Компсопогоновидные - <i>Compsopogonopsida</i>	89
Порядок Родохетоподобные - <i>Rhodochaetales</i>	89
Порядок Компсопогоноподобные - <i>Compsopogonales</i>	89
Класс Бангиевидные - <i>Bangiopsida</i>	90
Порядок Бангиеподобные - <i>Bangiales</i>	90
Класс Флоридиевидные - <i>Florideopsida</i>	91
Порядок Немалионоподобные - <i>Nemalionales</i>	91
Порядок Криптонемиеподобные - <i>Cryptonemiales</i>	92
Порядок Пальмариеподобные - <i>Palmariales</i>	94
Порядок Церамиеподобные - <i>Ceramiales</i>	94
Подцарство Бурые растения - <i>Phaeoplantae</i>	97
Отдел Хризообразные - <i>Chrysophyta</i>	97
Класс Хризовидные - <i>Chrysopsida</i>	99
Порядок Охромонадоподобные - <i>Ochromonadales</i>	99
Порядок Хромулиноподобные - <i>Chromulinales</i>	100
Порядок Гиббердиеподобные - <i>Hibberdiales</i>	101
Порядок Гидрурусоподобные - <i>Hidrurales</i>	102
Класс Синуровидные - <i>Sinuropsida</i>	102
Порядок Синуроподобные - <i>Sinurales</i>	103
Класс Диктиоховидные - <i>Dictyochopsida</i>	103
Порядок Диктиохоподобные - <i>Dictyochales</i>	104
Отдел Бацилляриеобразные - <i>Bacillariophyta</i>	106
Класс Центровидные - <i>Centropsida</i>	111
Порядок Косцинодископодобные - <i>Coscinodiscales</i>	111
Порядок Биддульфиеподобные - <i>Biddulphiales</i>	112
Класс Пеннатовидные - <i>Pennatopsida</i>	113
Порядок Бесшовноподобные - <i>Araphales</i>	113
Порядок Одношовноподобные - <i>Monoraphales</i>	114
Порядок Двухшовноподобные - <i>Diraphales</i>	114
Порядок Каналошовноподобные - <i>Aulonoraphales</i>	115

Отдел Ксантообразные – <i>Xanthophyta</i>	117
Порядок Хлорамёбоподобные - <i>Chloramoebales</i>	118
Порядок Ризохлоридоподобные - <i>Rhizochloridales</i>	118
Порядок Гетероглееподобные - <i>Heterogloeales</i>	119
Порядок Мисхококкоподобные - <i>Mischococcales</i>	119
Порядок Трибонемоподобные - <i>Tribonematales</i>	120
Порядок Ботридиеподобные - <i>Botrydiales</i>	121
Порядок Вошериеподобные - <i>Vaucheriales</i>	122
Отдел Феообразные – <i>Phaeophyta</i>	124
Класс Феозооспоровидные - <i>Phaeozoosporopsida</i>	126
Порядок Эктокарпоподобные - <i>Ectocarpales</i>	127
Порядок Сфацелариеподобные - <i>Sphaecelariales</i>	127
Порядок Кутлериеподобные - <i>Cutleriales</i>	128
Порядок Диктиотоподобные - <i>Dictyotales</i>	129
Порядок Ламинариеподобные - <i>Laminariales</i>	130
Класс Циклоспоровидные - <i>Cyclosporopsida</i>	131
Порядок Фукусоподобные - <i>Fucales</i>	132
Отдел Криптофитообразные - <i>Cryptophyta</i>	135
Отдел Примнезиообразные - <i>Primnesiophyta</i>	139
Класс Павловообразные - <i>Pavlovopsida</i>	141
Порядок Павловоподобные - <i>Pavlovales</i>	141
Класс Примнезиевидные - <i>Primnesiopsida</i>	142
Порядок Феоцистоподобные - <i>Phaeocystales</i>	142
Порядок Примнезиеподобные - <i>Primnesiales</i>	143
Порядок Кокколитофоридоподобные - <i>Coccolithophoridales</i>	143
Отдел Динообразные - <i>Dinophyta</i>	146
Класс Диновидные - <i>Dinophytopsida</i>	151
Порядок Гониаулаксоподобные - <i>Gonyaulacales</i>	151
Порядок Перидиниеподобные - <i>Peridinales</i>	151
Порядок Гимнодиниеподобные - <i>Gymnodiniales</i>	152
Класс Ноктилюковидные - <i>Noctilucopepsida</i>	152
Порядок Ноктилюкоподобные - <i>Noctilucales</i>	153
Царство Зелёные растения - <i>Chloroplastae</i>	154
Отдел Эвгленообразные - <i>Euglenophyta</i>	154
Порядок Гетеронемоподобные - <i>Heteronematales</i>	157
Порядок Эвтрепциеподобные - <i>Eutreptiales</i>	158
Порядок Эвгленоподобные - <i>Euglenales</i>	158
Отдел Хлорарахниообразные - <i>Chlorarachniophyta</i>	161
Отдел Хлорообразные – <i>Chlorophyta</i> s.l.	162
Отдел Хлорообразные – <i>Chlorophyta</i> s.str.	165
Класс Празиновидные - <i>Prasinopsida</i>	165
Порядок Пирамимоноподобные - <i>Pyramimonales</i>	166
Порядок Хлородендроподобные - <i>Chlorodendrales</i>	166
Класс Ульвовидные - <i>Ulvopsida</i>	167
Порядок Улотрикоподобные - <i>Ulothricales</i>	167
Порядок Ульвоподобные - <i>Ulvales</i>	169
Порядок Трентеполиеподобные - <i>Trentepohliales</i>	169
Порядок Кладофороподобные - <i>Cladophorales</i>	171
Порядок Дазикладоподобные - <i>Dasycladales</i>	172
Порядок Каулерпоподобные - <i>Caulerpales</i>	174
Класс Требуксиевидные - <i>Trebouxiopsida</i>	175
Порядок Хлореллоподобные - <i>Chlorellales</i>	176
Порядок Требуксиеподобные - <i>Trebouxiales</i>	176
Порядок Празиолоподобные - <i>Prasiolales</i>	176
Класс Хлоровидные - <i>Chloropsida</i>	177

Порядок Сфероплееподобные - <i>Sphaeropleales</i>	178
Порядок Хламидомонадоподобные - <i>Chlamidomonadales</i>	180
Порядок Хетофороподобные - <i>Chaetophorales</i>	182
Порядок Эдогониеподобные - <i>Oedogoniales</i>	184
Отдел Харообразные - <i>Charophyta</i>	187
Класс Мезостигмовидные - <i>Mesostigmatopsida</i>	187
Класс Хлорокибовидные - <i>Chlorokybopsida</i>	188
Класс Клебсормидиевидные - <i>Klebsormidiopsida</i>	189
Класс Зигнемовидные - <i>Zignematopsida</i>	190
Порядок Мезотениеподобные - <i>Mesoteniales</i>	190
Порядок Гонатозигоподобные - <i>Gonatozygales</i>	190
Порядок Зигнемоподобные - <i>Zygnematales</i>	191
Порядок Десмидиеподобные - <i>Desmidiiales</i>	192
Класс Колеохетовидные - <i>Coleochetopsida</i>	196
Класс Харовидные - <i>Charopsida</i>	197
Порядок Хароподобные - <i>Charales</i>	202
Отдел Мохообразные - <i>Bryophyta</i>	205
Класс Печёночниковидные - <i>Hepaticopsida</i>	206
Подкласс Маршанциеродные - <i>Marchantiidae</i>	207
Порядок Сферокарпоподобные - <i>Sphaerocarpaceles</i>	207
Порядок Риччиеподобные - <i>Ricciales</i>	207
Порядок Маршанциепоподобные - <i>Marchantiales</i>	208
Подкласс Юнгерманниеродные - <i>Jungermannniidae</i>	208
Порядок Метцгериеподобные - <i>Metzgeriales</i>	208
Порядок Гаплomitриеподобные - <i>Haplomitriales</i>	210
Порядок Юнгерманниеподобные - <i>Jungermannniales</i>	211
Класс Бриевидные - <i>Bryopsida</i>	213
Подкласс Сфагнородные - <i>Sphagnidae</i>	213
Подкласс Андрееродные - <i>Andreaeidae</i>	217
Подкласс Бриеродные - <i>Bryidae</i>	217
Порядок Политрихоподобные - <i>Polytrichales</i>	223
Порядок Буксбаумиеподобные - <i>Buxbaumiales</i>	223
Порядок Дикраноподобные - <i>Dicranales</i>	223
Порядок Фунариеподобные - <i>Funariales</i>	224
Порядок Сплахноподобные - <i>Splachnales</i>	225
Порядок Бриеподобные - <i>Bryales</i>	225
Порядок Гипноподобные - <i>Hypnales</i>	226
Отдел Антоцеротообразные - <i>Anthocerotophyta</i>	228
Класс Антоцеротовидные - <i>Anthocerotopsida</i>	229
Класс Горнеофитовидные - <i>Horneophytopsida</i>	231
Отдел Риниеобразные - <i>Rhyniophyta</i>	234
Класс Риниевидные - <i>Rhyniopsida</i>	234
Класс Псилотовидные - <i>Psilotopsida</i>	236
Класс Ужовниковидные - <i>Ophioglossopsida</i>	238
Отдел Плаунообразные - <i>Lycopodiophyta</i>	243
Класс Плауновидные - <i>Lycopodiopsida</i>	243
Порядок Зостерофиллоподобные - <i>Zosterophyllales</i>	243
Порядок Астероксиллоподобные - <i>Asteroxylales</i>	244
Порядок Протолепидодендронподобные - <i>Protolpidodendrales</i>	244
Порядок Плауноподобные - <i>Lycopodiales</i>	246
Класс Полушниковидные - <i>Isoëtopsida</i>	249
Порядок Селагинеллоподобные - <i>Selaginellales</i>	249
Порядок Лепидодендронподобные - <i>Lepidodendrales</i>	251
Порядок Полушниковподобные - <i>Isoëtales</i>	254
Класс Кордаитантовидные - <i>Cordaitanthopsida</i>	259

Класс Сосновидные - <i>Pinopsida</i>	261
Порядок Вольциеподобные - <i>Voltziales</i>	265
Порядок Подозамитоподобные - <i>Podozamitales</i>	265
Порядок Араукариеподобные - <i>Araucariales</i>	266
Порядок Сосноподобные - <i>Pinales</i>	268
Порядок Кипарисоподобные - <i>Cupressales</i>	272
Порядок Подокарпоподобные - <i>Podocarpaceles</i>	278
Рядок Тисоподобные - <i>Taxales</i>	280
Класс Ивовидные - <i>Salicopsida</i>	283
Порядок Ивоцветные - <i>Salicales</i>	284
Порядок Гарриецветные - <i>Garryales</i>	287
Класс Мириковидные - <i>Myricopsida</i>	290
Подкласс Мирикородные - <i>Myricidae</i>	290
Порядок Мирикоцветные - <i>Myricales</i>	290
Порядок Орехоцветные - <i>Juglandales</i>	291
Порядок Берёзоцветные - <i>Betulales</i>	293
Порядок Букоцветные - <i>Fagales</i>	296
Порядок Баланопоцветные - <i>Balanopales</i>	299
Порядок Крапивоцветные - <i>Urticales</i>	299
Подкласс Гвоздикородные - <i>Caryophyllidae</i>	306
Порядок Гречихоцветные - <i>Polygonales</i>	306
Порядок Гвоздикоцветные - <i>Caryophyllales</i>	311
Порядок Плюмбагоцветные - <i>Plumbaginales</i>	325
Класс Перечновидные - <i>Piperopsida</i>	332
Подкласс Перечнородные - <i>Piperidae</i>	332
Порядок Перечноцветные - <i>Piperales</i>	332
Порядок Хлорантоцветные - <i>Chloranthales</i>	335
Подкласс Пальмородные - <i>Arecidae</i>	335
Порядок Пальмоцветные - <i>Areciales</i>	336
Подкласс Ароиднородные - <i>Arididae</i>	343
Порядок Циклантоцветные - <i>Cyclanthales</i>	343
Порядок Панданоцветные - <i>Pandanales</i>	345
Порядок Рогозоцветные - <i>Typhales</i>	347
Порядок Аронникоцветные - <i>Arales</i>	348
Литература	356
Алфавитный указатель латинских названий таксонов	360
Алфавитный указатель русских названий таксонов	366
Содержание	372



Учебное издание

Иванов Александр Львович

**БОТАНИКА
СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ
Том I**

Учебное пособие

Люблю **книги**
ljubljuknigi.ru



yes
I want more books!

Покупайте Ваши книги быстро и без посредников он-лайн - в одном из самых быстрорастущих книжных он-лайн магазинов!
Мы используем экологически безопасную технологию "Печать-на-Заказ".

Покупайте Ваши книги на
www.ljubljuknigi.ru

Buy your books fast and straightforward online - at one of the world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at
www.ljubljuknigi.ru

OmniScriptum Marketing DEU GmbH
Bahnhofstr. 28
D - 66111 Saarbrücken
Telefax: +49 681 93 81 567-9

info@omniscrptum.com
www.omniscrptum.com

OMNIScriptum



